HAMILTON M. SINCLAIR LIBRARY
UNIVERSITY OF HAWAII

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

F. BALTZER-BERN, W. BENECKE-MÜNSTER, A. BENNINGHOFF-KIEL, A. BETHE-FRANKFURT A. M., P. BUCHNER-BRESLAU, W. von BUDDENBROCK-KIEL, C. ELZE-ROSTOCK, A. ERNST-ZÜRICH, A. FISCHEL-WIEN, K. v. FRISCH-MÜNCHEN, R. GOLDSCHMIDT-BERLIN, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK, V. HAECKER-HALLE A. S., W. HARMS-TÜBINGEN, M. HARTMANN-BERLIN, C. HEIDER-BERLIN, C. HERBST-HEIDELBERG, R. von HERTWIG-MÜNCHEN, R. HESSE-BERLIN, R. HEYMONS-BERLIN, H. JORDAN-UTRECHT, E. KALLIUS-HEIDELBERG, S. KOSTYTSCHEW-LENINGRAD, A. KÜHN-GÖTTINGEN, K. LINSBAUER-GRAZ, H. LOHMANN-HAMBURG, W. von MÖLLENDORFF-KIEL, J. MEISENHEIMER-LEIPZIG, K. PETER-GREIFSWALD, H. PETERSEN-WÜRZBURG, E. PRINGS-HEIM-PRAG, L. RHUMBLER, HANN. MÜNDEN, B. ROMEIS-MÜNCHEN, W. RUHLAND-LEIPZIG, P. SCHULZE-ROSTOCK, J. SEILER-SCHLEDERLOHE, H. SPEMANN-FREIBURG, A. STEUER-INNSBRUCK, G. TISCHLER-KIEL, J. von UEXKÜLL-HAMBURG, O. VOGT-BERLIN, W. VOGT-MÜNCHEN, F. WASSERMANN-MÜNCHEN, E. WEINLAND-ERLANGEN, F. v. WETTSTEIN-GÖTTINGEN, H. WINKLER-HAMBURG, H. WINTERSTEIN-BRESLAU, R. WOLTERECK-LEIPZIG

ABTEILUNG A

ZEITSCHRIFT
FÜR
MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
BRESLAU ROSTOCK

7. BAND, 4. ⟨SCHLUSS-⟩ HEFT
MIT 167 TEXTABBILDUNGEN UND 1 TAFEL
(ABGESCHLOSSEN AM 20. MAI 1927)



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1927

Preis M. 39.—

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Das Honorar beträgt M. 40.— für den 16seitigen Druckbogen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihren Arbeiten, welche nicht mehr als 24 Druckseiten Umfang haben, **100** Sonderabdrücke, von größeren Arbeiten **60** Sonderabdrücke unentgeltlich. Doch bittet die Verlagsbuchhandlung, nur die zur tatsächlichen Verwendung benötigten Exemplare zu bestellen. Über die Freiexemplarzahl hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlage zu erfragen.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingeliefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingeliefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Die Herren Autoren werden ferner gebeten, den Text ihrer Arbeiten so kurz zu fassen wie es irgend möglich ist, sich in den Abbildungen auf das wirklich Notwendige zu beschränken und, wenn irgend möglich, Federzeichnungen (für Strichätzung) zu verwenden.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Breslau 9, Zoolog. Institut der Univ., Sternstr. 21
oder an
Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner **Schulze**

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 23/24

Fernsprecher: Amt Kurfürst, 6050—6053. Drahtanschrift: Springerbuch-Berlin
Reichsbank-Giro-Konto u. Deutsche Bank, Berlin, Dep.-Kasse C

---

7. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 4. Heft.

Seite

Kirchner, Heinrich, Biologische Studien über Carabus cancellatus Illig. Mit 48 Textabbildungen 489

Müller, G. W., Microdixa nov. gen. der Dixidae und ihre Verwandlung. Mit 9 Textabbildungen 535

Hanström, Bertil, Das zentrale und periphere Nervensystem des Kopflappens einiger Polychäten. Mit 27 Textabbildungen 543

Fraenkel, Gottfried, Biologische Beobachtungen an Janthina. Mit 7 Textabbildungen und Tafel III 597

Eisentraut, M., Beitrag zur Frage der Farbanpassung der Orthopteren an die Färbung der Umgebung. I. Die Farbvariationen von Oedipoda coerulescens und ihre Beziehung zur Bodenfarbe. Mit 10 Textabbildungen 609

Remane, A., Halammohydra, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee. Mit 21 Textabbildungen 643

Schulze, Paul, Noch einmal die „Skelettplatten" der Ophryoscoleciden. Mit 7 Textabbildungen 678

Schulze, Paul, Eine Zecke (Ixodes hexagonus Leach) mit überzähligen Atemplatten. Mit 5 Textabbildungen 690

Dimitrowa, Ariada, Untersuchungen über die Beziehung zwischen Tracheen und Aderverlauf im Hymenopterenflügel. Mit 33 Textabbildungen . 694

Autorenregister 740

(Aus dem Zoologischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, Berlin.)

BIOLOGISCHE STUDIEN ÜBER CARABUS CANCELLATUS ILLIG.

Von

HEINRICH KIRCHNER.

Mit 48 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. Oktober 1926.)

Stoffverteilung.

	Seite
1. Literaturübersicht über die Larve von *Carabus cancellatus* ILLIG.	489
2. Die Aufzucht der Larven	490
3. Biologie der Imago	491
4. Ei und embryonale Vorgänge	498
a) Embryonale Atmung	501
b) Schlüpfwehen	501
c) Schlüpfvorgang	502
5. Die Lebensweise der Larven	503
6. Das Wachstum der Larven	505
7. Das I. Larvenstadium	507
8. Das II. „	522
9. Das III. „	524
10. Die Unterschiede der drei Larvenstadien	529
11. Die Puppe	531
12. Die Artcharaktere der Larve	533
Literatur	533

Die vorliegende Arbeit schließt sich an die Untersuchungen von v. LENGERKEN über *Carabus auratus* L. und von OERTEL über *Carabus granulatus* L. an.

Ich habe mir hier die Aufgabe gestellt, die Grundlinien der Lebensweise sowohl der Larve als auch der Imago von *Carabus cancellatus* ILLIG. zu ermitteln und die Morphologie der drei Larvenstadien nebst Puppe klarzulegen.

I. Literaturübersicht über die Larve von Carabus cancellatus Illig.

Eine genaue Beschreibung der Larve und ihrer drei Stadien, sowie der Puppe fehlen, so daß eine Bestimmung der Art bisher nicht möglich ist. Der um die Erforschung der Käferlarven hochverdiente SCHIOEDTE gibt zwar eine Beschreibung der Larve und bildet auch in seiner Arbeit auf Taf. XVII Larve, Clypeofrons, Mundextremitäten und Pseudocercus ab, da seine Beschreibung jedoch nicht fehlerfrei ist (VERHOEFF

hält sie für die von *Carabus hortensis* L.), ihr auch die für die Art und das Stadium kennzeichnenden Merkmale fehlen, ist sie für unsere Zwecke nicht verwendbar.

Verhoeff ist die Aufzucht der Larven von *cancellatus* gelungen, doch fehlt bisher in seinen Arbeiten die Beschreibung der Stadien. Er vertieft sich besonders in die Beschreibung der Mundwerkzeuge von Coleopterenlarven, insbesondere von Carabiden, die er in seiner Schrift vergleichend betrachtet, und konstruiert so Bestimmungsschlüssel. Aus diesem Grunde ist auch in Verhoeffs Arbeit keine genaue Charakterisierung der Larvenstadien von *Carabus cancellatus* Illig. zu finden. v. Emden stellt seiner Arbeit: „Leben, Fang und Konservierung der Carabidenlarven" als Titeltafel eine Photographie einer Larve von *Carabus cancellatus* voran. Diese scheint dem III. Stadium anzugehören.

Bei der vorliegenden Untersuchung habe ich mich, wie auch Oertel, in der Art und Weise der Stoffbehandlung und der Abbildungen an die Arbeit v. Lengerkens gehalten, um einen Vergleich der behandelten Arten zu erleichtern und um die unterscheidenden Merkmale nach gemeinsamen Gesichtspunkten zu erarbeiten. Erfolgt die Bearbeitung aller Arten in gleicher Weise, so lassen sich später die Artmerkmale leicht isolieren und zu einer Systematik vereinen.

2. Die Aufzucht der Larven.

Um einwandfreies Beobachtungsmaterial zu erhalten, mußte die Aufzucht der Larven vom Ei ab bis zum Jungkäfer durchgeführt werden.

Ich folgte hierbei dem Verfahren von v. Lengerken und Oertel und fand ihre Urteile über die großen Schwierigkeiten der Aufzucht auch für *cancellatus* teilweise bestätigt.

Die gefangenen Pärchen wurden in Glasgefäßen von 10 cm Durchmesser isoliert, um eine rasche und ungestörte Kopula zu erzielen. Die Gefäße, die 4,7 cm tief und bis 2 cm mit gesiebter Gartenerde bedeckt waren, wurden, um ein anfänglich öfters eintretendes Entweichen der Käfer zu verhindern, mit Drahtgaze verschlossen, die durch eine Drahtspirale am Glasrand festgehalten wurde. Verbandmull, der zuerst verwendet wurde, wurde von den Käfern zerschnitten. Die Erde wurde täglich befeuchtet und öfters gelockert. Das Futter der Tiere bestand aus Hackfleisch, Bananenscheiben, zertrümmerten Gehäuseschnecken und zerquetschten Regenwürmern. Auch Apfelscheiben wurden befressen. Um bei der raschen Fäulnis des Fleisches bei der sommerlichen Hitze das Einsickern von Ammoniak in die Erde zu verhindern, wurde das Hackfleisch auf Uhrgläschen verabfolgt. Da die Käfer gerne trinken, wurde der Strahl einer Spritze öfters am Tage vor die Käfer gelenkt. Diese kamen dann herbei und sogen das Naß auf.

Nach der erfolgten Eiablage wurden die Imagines möglichst jedesmal aus dem Gefäß entfernt, um die Zahl der abgelegten Eier kontrollieren zu können und eine Störung der Eientwicklung zu vermeiden. Um die genaue Zahl der oft flacher als 2 cm unter der Oberfläche abgelegten Eier feststellen und den Schlüpfvorgang beobachten zu können, entnahm ich die Eier aus der Eihöhle mittels eines feuchten Haarpinsels und ließ sie ganz leicht mit Erde bedeckt an der Oberfläche liegen. Man muß dabei nur beachten, daß das Ei wieder in die richtige Lage kommt, und zwar die Längsachse parallel zur Erdoberfläche, die spätere ventrale Seite nach oben, und daß der richtige Feuchtigkeitsgrad innegehalten wird. Dies wird erreicht durch teilweises Überdecken des Gefäßes mit einer Glasscheibe. Auch wurde der Boden hin und wieder leicht befeuchtet. Wird dies nicht versäumt, werden sich entwicklungsfähige Eier stets bis zur Larve fortentwickeln.

Die geschlüpften Larven wurden baldmöglichst einzeln in gleiche Gefäße gesetzt, wie sie die Käfer bewohnten, um Kannibalismus älterer Larven an jüngeren zu vermeiden, und dort belassen. Die nun folgende Zeit ist, wie Oertel ganz richtig angibt, sehr kritisch. Die Nahrung: Hackfleisch, Bananenscheiben, gequetschte Regenwürmer, muß den meisten Junglarven immer wieder mit der Pinzette vor die Mandibeln gehalten werden, bis sie endlich zupacken und selbständig fressen. Viele sterben, ehe sie irgendwelche Nahrung zu sich genommen haben.

Bei der zur Zeit der Hauptentwicklung der Junglarven Anfang Juli herrschenden Hitze[1]) tranken die Larven täglich mehrmals gierig. Die Nahrungsreste wurden, um Fäulnis und Schimmelpilzbildung zu vermeiden, täglich entfernt. Die dann folgende Entwicklung wird bei einiger Pflege, guter Nahrung, Tränkung und Feuchterhaltung leichter überstanden. Ein Bedecken der Larvengefäße mit Glas fand nicht statt.

Schwierig ist es dann wieder, die Puppe zu erhalten, da nicht alle Larven bis zur Verpuppung ruhig in der einmal hergestellten Puppenwiege verharren, sondern diese durch heftige, rollende Bewegungen wieder zerstören, sich dann an die Oberfläche arbeiten und hier umkommen. Lageveränderungen der Puppen ergeben verkrüppelte Jungkäfer.

3. Biologie der Imago.

Carabus cancellatus Illig. fing ich Ende April/Anfang Mai an sonnigen Tagen auf Landstraßen zwischen Feldern und Gärten und auch im Kiefernaltholz in sandiger Gegend. Von Ende Mai ab traf ich dann die Käfer nur noch in der Abenddämmerung, und auch die gefangenen Exemplare, die zuerst nur am Tage kopuliert und gefressen hatten, taten dies nur noch in der Nacht, während sie am Tage unter Blättern

[1]) 1925.

oder in lockere Erde eingedrückt fest schliefen und erst nach energischer Berührung aufwachten. Auf den Landstraßen traf ich die Käfer besonders an den durch Fuhrwerke zerquetschten Mistkäfern, Maikäfern, Meloëarten, Gehäuse- und Nacktschnecken, wo sie dann oft dasselbe Schicksal wie ihre Beutetiere ereilte. Auffallend war dann auch, daß ich viele Exemplare fing, denen entweder eine Antenne, Tarsenglieder, ja ganze Extremitäten fehlten.

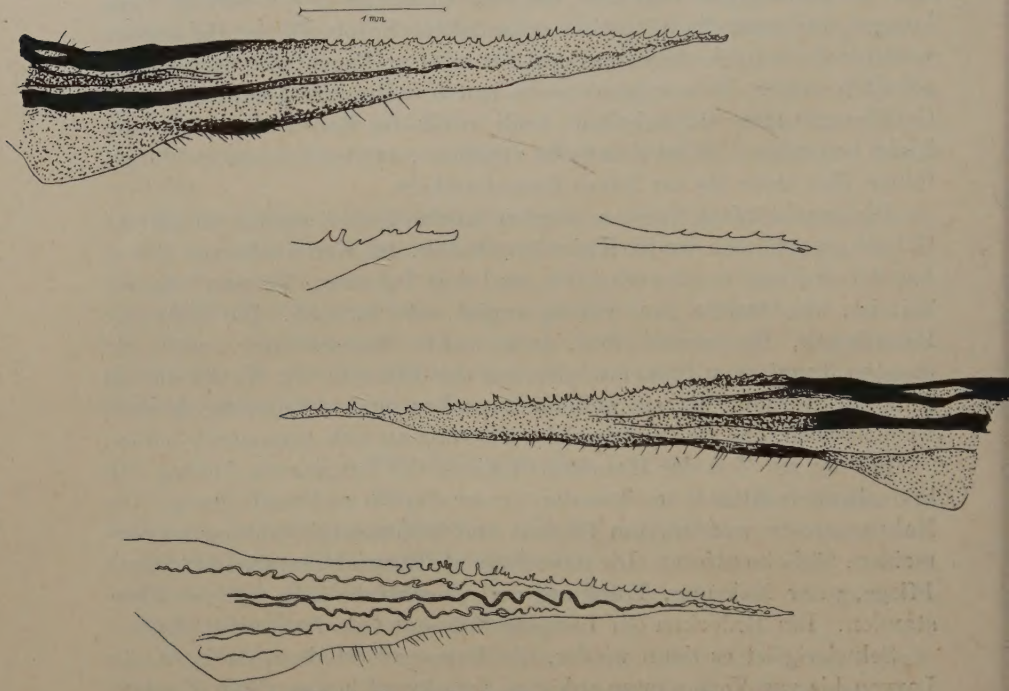


Abb. 1. Flügelrudimente der Imago von *Carabus cancellatus* Illig.

In Pommern fing ich zwei Exemplare in dem Einschuß eines Stück Schwarzwildes, das ich erst am Morgen auf der Nachsuche verendet fand. Sonst traf ich die Tiere in der Natur nur einzeln beim Fressen.

Da sie nur stark reduzierte Flügelstummel besitzen, sind sie flugunfähig und verlassen sich völlig auf ihre leistungsfähigen Beine. Ich fand die Angaben Oertels über die Reduktion der Alae von *Carabus cancellatus* bestätigt, beobachtete jedoch an einem Exemplar nicht, wie Oertel schreibt, den Hintergrund der Alae gleichmäßig chitinisiert, sondern Reste der Media (Abb. 1).

Die von mir zur Zucht verwendeten Tiere stammten aus der Umgebung von Dahme (Mark Brandenburg) im Niederen Fläming, wo ich sie, wie gesagt, auf Landstraßen am Tage fing, auf denen auch *Carabus*

auratus L. häufig auf Raub ausging. Diese Art scheint somit, zumal ich sie auch im Hohen Fläming bei Belzig häufig antraf, an dieser Stelle inzwischen weiter ostwärts vorgedrungen, als von Lengerken für die Zeit seiner Arbeit über *Carabus auratus* angibt. Sie hat die Dresdener Bahn bei Ukro erreicht.

Die Imagines zeigten in der Gefangenschaft sehr geringe Neigung, lebende Regenwürmer, Nacktraupen (*Agrotis segetum*, *Mamestra pisi*) oder Nacktschnecken anzugreifen, schreckten vielmehr, auch nach längerem Hungern, vor deren Bewegungen zurück. Ein Käfer geriet durch eine halb zerquetschte Gehäuseschnecke, deren Fuß noch bewegungsfähig war, in Bedrängnis. Als er sie von der wunden Seite, vom Eingeweidesack her, anpackte und mit den Mandibeln bearbeitete, schob sich die Schnecke mit dem Kopf über den des Käfers. Erst nach langem Strampeln konnte sich dieser von ihr befreien, ging dann aber nach kurzer Zeit an die nunmehr bewegungsunfähig gewordene Schnecke heran. Ein Pärchen von *Carabus hortensis* L., das ich zum Vergleich hielt, erwies sich als gierigere Räuber, die Regenwürmer und Nacktschnecken in kurzer Zeit erledigten.

Meine frischgefangenen Zuchttiere nahmen außerdem ohne Schwierigkeiten gehacktes Fleisch, Bananenscheiben und Apfelstücke an. Bei letzterer Nahrung konnte man deutlich die extraintestinale Verdauung, die Jordan für Imagines zuerst feststellte, gut beobachten, da sich das weiße Fleisch des Apfels an der Stelle, an der der Käfer angepackt hatte, braun färbte.

Auch ich habe, wie Oertel, den Freßvorgang eingehend beobachtet und kann die abwechselnd scherenförmige Bewegung der Mandibeln und die zweigelenkig kreisende der Maxillen nur als Durchwalken des Nahrungsstückes deuten, nicht als Abbeißen und Herunterwürgen. Ab und zu hebt sich beim Fressen der Hinterleib und neues Darmsekret wird über der Freßstelle erbrochen, wobei die Arbeit der Mundwerkzeuge einen Augenblick ruht. Die Labialpalpen werden beim Fressen von unten gegen die Bissen gelegt und dienen als Widerlager für die Bewegung der Mandibeln und Maxillen nach unten. Die Antennen sind schräg nach hinten gerichtet.

Von chitingepanzerten Käfern (*Geotrupes*, *Meloë*, *Melolontha*) wurden nur die Weichteile des Abdomens gefressen. Einem ♂ *cancellatus* wurden vom ♀, das mit ihm in demselben Glase untergebracht war, die Weichteile des Abdomens vom After her ausgefressen, ohne daß seine Elytren geöffnet waren. Ich fand das Opfer am Morgen tot auf dem Rücken liegend mit ausgefressener Abdominalhöhle, kann also nicht sagen, ob es vom ♀ getötet oder nur postmortal gefressen worden ist. In einem Falle beobachtete ich, daß ein Weibchen eine Larve, die in seinem Zuchtglase geschlüpft und ausgefärbt war, zwischen den Mandibeln

zermalmte. Während Fabre über Kannibalismus von *Carabus auratus* L. untereinander berichtet, beobachtete Oertel an *Carabus granulatus* L. keinen derartigen Fall. *Das zur präoralen Verdauung der Nahrung erbrochene Darmsekret dient auch als Abwehrsaft, den die Käfer bis 25 cm weit fortzuspritzen vermögen. Er riecht unangenehm scharf, reagiert sauer und brennt auf der Haut.*

Die Käfer trinken oft und gern. Sie saugen bei ventral abgebogenen Labialpalpen ohne Bewegung der Mundwerkzeuge. Ein am Abend gefangenes Pärchen sog, ohne vorher gefressen zu haben, am nächsten Mittag begierig ein Näpfchen Wasser leer und begab sich dann ans Fressen.

Nach reichlich aufgenommener Nahrung schwillt das Abdomen unter den Elytren hervor, die Käfer werden träger und ruhen schließlich verdauend aus. Die Exkremente werden in Form gelber bis brauner Tropfen bei tubusartiger Ausstülpung des Abdomens abgesetzt.

Um die Menge der aufgenommenen Nahrung festzustellen, wurden vier Käfer (zwei ♂♂ und zwei trächtige ♀♀) vom 25. V. bis 30. V. täglich zu annähernd derselben Zeit gewogen. Es ergab sich nach 48stündigem Hungern:

am 25. V. 9^{00}	♂ 500 mg	♂ 500 mg				I
	♀ 620 „	♀ 690 „				
Nach Fütterung mit Hackfleisch und Bananen.						
am 26. V. 9^{00}	♂ 650 mg	♂ 575 mg	+ 150	+ 75		II
	♀ 705 „	♀ 780 „	+ 85	+ 90		
Nach Fütterung mit Bananen.						
am 27. V. 8^{0}	♂ 600 mg	♂ 575 mg	— 50	± 0		III
	♀ 675 „	♀ 780 „	— 30	± 0		
Nach Fütterung mit Hackfleisch.						
am 28. V. 11^{00}	♂ 600 mg	♂ 610 mg	± 0	+ 35		IV
	♀ 760 „	♀ 860 „	+ 85	+ 80		
Nach Fütterung mit zerquetschten Gehäuseschnecken.						
am 29. V. 11^{00}	♂ 600 mg	♂ 610 mg	± 0	± 0		V
	♀ 800 „	♀ 850 „	+ 40	— 10		
Nach weiterem 23stündigen Hungern.						
am 30. V. 10^{00}	♂ 500 mg	♂ 500 mg	— 100	— 110		VI
	♀ 800 „	♀ 800 „	± 0	— 50		

Vergleicht man Tab. I mit Tab. II, so stellt man fest, daß die ♂♂ je 150 und 75 mg, also 1/3,3 und 1/6,6 ihres Gewichtes zugenommen hatten, während die ♀♀ je 85 und 90 mg, also nur 1/7 und 1/7,6 ihres Gewichtes aufnehmen konnten. Ebenso verloren im Vergleich von Tab. V mit VI die ♂♂ je 100 und 110 mg, also 1/6 ihres Gewichtes, während ein ♀ sein Gewicht beibehielt, das zweite nur 50 mg, also 1/17

seines Gewichtes verlor. *Die ♂♂ sind also, wie auch* v. LENGERKEN *noch deutlicher feststellte, unter denselben Bedingungen in der Lage, mit einem Male das Vielfache der von den ♀♀ bewältigten Nahrungsmenge zu sich zu nehmen. Sie verlieren allerdings nach dem Fasten das Gewicht ebenso schnell wieder. Die ♀♀ zeigen eine stetigere, aber langsamere Gewichtszunahme.*

Nach der Legeperiode, im September, wurden wiederum vier Tiere auf ihre Gewichte untersucht. Sie zeigten dabei bei normaler Fütterung ein geringes Schwanken ihres Gewichtes. Nur ein ♀ nahm im Verlauf von 3 Tagen um $^1/_9$ seines Gewichtes zu.

Datum:	♀	♀	♂	♀	
8. IX.	780	640	670	650	
9. IX.	770	670	640	680	
11. IX.	770	670	650	630	
14. IX.	770	660	670	700	+ 70
15. IX.	740	660	660	680	

Aus dieser Tabelle kann man auch im Vergleich mit den vorigen ersehen, daß die Gefräßigkeit zur Zeit der Kopulation am größten ist und ein Nahrungsmangel zu dieser Zeit sich empfindlich bemerkbar macht.

Die Kopulation fällt in die Monate April bis August. Meine im April und Mai am Vormittage gefangenen Käfer kopulierten kurz nach der Gefangenschaft und auch noch am Vormittage. Erst später, im Juli, fand ich sie auch abends und nachts in copula.

Begegnet ein ♂ einem ♀, so stutzt es einen Augenblick mit vorwärts gerichteten Antennen, stürzt dann vorwärts und schiebt sich von hinten über das ♀. Dieses hebt den Kopf, wobei die Mundwerkzeuge beider Tiere sich berühren, und senkt ihn dann wieder bei der eigentlichen Kopula. Die Vorderbeine des ♂ mit den Haftlappen umklammern das ♀ hinter dem Halsschild, das zweite Beinpaar umfaßt die Brust des ♀ zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar, die Hinterbeine stehen auf dem Boden. Der Penis wird ausgestülpt und dringt in die Vagina ein. Die vorwärts gerichteten Antennen peitschen zitternd die nach hinten gerichteten des ♀. Ist das ♀ einer Kopula abgeneigt, so senkt es Kopf und Halsschild tief herab, so daß die Vorderbeine des ♂ nicht anpacken können. Das Abdominalende wird außerdem unter die Flügeldecken gezogen.

Die Kopulation dauert bis zu $^1/_2$ bis auch $^3/_4$ Stunde. Die Tiere sitzen im allgemeinen dabei ruhig, jedoch kommt es auch vor, daß das ♀ mit dem ♂ auf dem Rücken weiterläuft und zu fressen beginnt. Die Kopulationslust ist stark von der Temperatur abhängig. Warmes Wetter begünstigt sie, kühles Wetter führt zur Abneigung. Sie scheint auch

individuell verschieden zu sein. So zeigte sich ein ♂ besonders kopulationslustig, so daß ich eine zu starke Beunruhigung des ♀ befürchtete und es isolierte. *Es zeigte dann anormale Neigungen und versuchte mit Erdklumpen und auch mit eingesetzten ♂♂ zu kopulieren.*

Das ♀ wird mehrmals begattet, auch dann noch, wenn das Abdomen infolge der Trächtigkeit bereits stark geschwollen ist. Die Kopulation dauert bis in den August fort, ohne daß später Eier abgelegt wurden, wie auch v. Lengerken für *auratus* feststellte.

Nach der Kopulation pflegen sich die Käfer einzugraben, wobei sie eine recht große Geschicklichkeit und Schnelligkeit entwickeln. Wie v. Lengerken treffend darstellt, schieben sich die Tiere keilförmig in den Boden, wobei der Kopf durch nickende Bewegung das Erdreich beiseite drückt und so die nachschiebenden Hinterbeine unterstützt. Das ♀ geht in die Erde, um Eier abzulegen, das ♂ aus Feuchtigkeits-, Ruhe- und Schutzbedürfnis. Meisterlich verstand es auch ein Pärchen von *Carabus hortensis* L., das ich zum Vergleich hielt, sich in die Erde einzugraben. Die Tiere, ausgesprochene Nachttiere, saßen meist den ganzen Tag über unter der Erde.

Die Eiablage begann am 1. Juni und erfolgte teils in der Erde, wie sie Oertel und v. Lengerken schildern, teils aber auch in der Weise, wie es Abb. 2 veranschaulicht. *Die ♀♀ drücken sich rückwärts schiebend, das fernrohrartig ausgezogene Abdomen in die Erde. Um dabei tief genug in den Boden zu gelangen, richten sie sich mit den Vorderbeinen, mitunter aber auch noch mit dem zweiten Beinpaar auf, teils ohne Stütze,* teils sich an die Glaswand des Gefäßes anlehnend. Die Elytren werden dabei durch Aufstützen auf den Erdboden angehoben, so daß sich auch Erde zwischen sie und das Abdomen einschiebt. Sie legen so das Ei in einer Tiefe von $1^1/_2$—2 cm ab, doch fand ich auch voll entwicklungsfähige Eier, die nur $^1/_2$ cm unter der Oberfläche lagen. Ob die Käfer in der Freiheit ihre Eier tiefer ablegen, konnte ich nicht feststellen, ist aber nach den Beobachtungen von v. Lengerken und Oertel an anderen Arten anzunehmen.

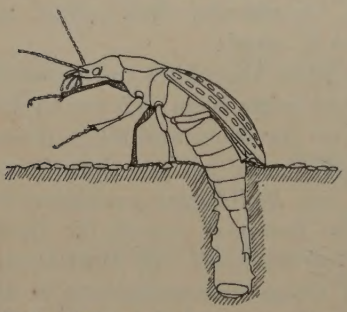


Abb. 2. Weibchen von *Carabus cancellatus* Illig. bei der Eiablage.

Nachdem das Ei abgelegt ist, zieht das ♀ ruckartig das Abdomen aus der Höhlung heraus und scharrt mit den Hinterbeinen mit eigentümlich rascher Bewegung Erde darüber. Die geschilderte Art der Eiablage wurden auch von Verhoeff in der Freiheit an einem ♀ von *granulatus* L. beobachtet. Es hielt sich mit den Vorderbeinen an einem Stein fest, senkte das Abdomen tief in die Erde und legte in dieser

Stellung seine Eier ab. Auch bei der Carabide *Poecilus coerulescens* scheint diese Art der Eiablage beobachtet zu sein.

Die Eier liegen einzeln in der Erde, und zwar, soweit ich beobachten konnte, mehr oder minder mit der Längsachse horizontal und der ventralen Seite nach oben. Eier, die an der Oberfläche abgelegt wurden, zeigten, wie Verhoeff für *cancellatus* und auch Oertel für *nemoralis* feststellten, keinerlei Entwicklung.

Pärchen A 9: gefangen 24. IV. 25, 1. Kopula 24. IV. 25.

	1.	2.	3.	4.	5.	6.
Eiablage: . . .	10. VI. 1 Ei	15. VI. 4 Eier	25. VI. 4 Eier	29. VI. 10 Eier	30. VI. 3 Eier	3. VII. 3 Eier
Schlüpfen: . .	—	24. VI.	4. VII.	6. VII., 8. VII.	10. VII.	11. VII.
II. Stadium: . .	—	—	—	17. VII.	18. VII.	19. VII.
III. „ . .	—	—	—	22. VII.	23. VII.	24. VII.
Puppe:	—	—	—	27. VII.	—	6. VIII.
Jungkäfer: . .	—	—	—	8. VIII.	—	—

	7.	8.	9.	10.	11.	12.
Eiablage: . . .	8. VII. 2 Eier	11. VII. 1 Ei	13. VII. 2 Eier	14. VII. 2 Eier	19. VII. 7 Eier	23. VII. 4 Eier
Schlüpfen: . .	15. VII.	17. VII.	20. VII.	23. VII.	26. VII.	28. VII.
II. Stadium: .	19. VII.	20. VII.	—	31. VII.	4. VIII.	—
III. „ . .	—	—	—	5. VIII.	—	—
Puppe:	—	—	—	19. VIII.	—	—
Jungkäfer: . .	—	—	—	—	—	—

Während meine Zuchttiere von *cancellatus* von Anfang Juni bis Ende Juli ihre Eier ablegten, hatten vom 11. Mai bis Ende August die beiden Vergleichstiere von *hortensis* weder kopuliert, noch waren Eier abgesetzt worden.

Die Eier werden in Zwischenräumen von einigen Tagen mehrere hintereinander abgesetzt.

Die Pausen in der periodenweisen Ablage der Eier erscheinen mir kürzer, als sie Oertel für *Carabus granulatus* L. angibt, und eher mit den Angaben Verhoeffs übereinzustimmen, der ein *cancellatus*-♀ beobachtete, das seine Eier am 2., 4., 7., 10., 12., 20., 24., 25., 26. Juni und 5., 10., 13. und 29. Juli ablegte.

Die *Dauer der Eientwicklung* ist — wie bei allen Insekten — stark von der Temperatur abhängig und *schwankt zwischen 6 und 16 Tagen*. Aus folgender Tabelle geht dies klar hervor:

Datum:	Dauer der Entwicklung	Tages- u. Nacht-Mitteltemperatur der Entwicklungszeit	Tagesmaximum	Nachtminimum
10., 11. VI.—24./27. VI.	14—16 Tage	+16°	+23°	+ 8
27. VI.—4. VII.	8 „	+21°	+27°	+10
1. VI.—7. VI.	6 „	+24°	+30°	+12°

Die gesamte Entwicklung vom Ei bis zum Jungkäfer dauerte 41 bis 60 Tage, und zwar in Abhängigkeit von der Temperatur.

Meine im April/Mai gefangenen Zuchttiere schliefen, nachdem sie Anfang Oktober die letzte Nahrung aufgenommen, ein Tier am 10. X. noch getrunken hatte, *Ende November* in ihren Zuchtgläsern *fest und konnten nur durch energische taktische Reize geweckt werden.*

Sie sitzen während des Winterschlafes unter Laub, dem Erdboden angedrückt. Einige von ihnen zeigen allerdings *Alterserscheinungen, die sich im Abfallen von Extremitätenteilen und Antennengliedern äußern. Sie strömen einen kräftigen Wehrduft aus, der dem der Puppen gleicht, den ich aber während ihrer regen Sommertätigkeit nie an ihnen wahrnahm.*

Auffallend ist, daß gerade die ♀♀ von Altersschäden befallen sind, während an den Männchen keinerlei Fehler festzustellen sind. Dies fällt um so mehr auf, als Oertel die Ansicht äußert, daß gerade die ♂♂ zuerst Hinfälligkeit zeigen.

Ich muß nun nach dem Verhalten meiner Versuchstiere annehmen, daß sie *wohl imstande sein werden, den Winter zu überdauern.* Lengerken und Oertel geben an, daß alle ihre Zuchttiere gegen Ende November eingingen. Die Regel wird sein, daß die Tiere, die in der Freiheit zum Ablegen ihrer Eier gekommen sind, im Herbste desselben Jahres sterben.

Die geschlüpften Jungkäfer und vielleicht auch die nicht zur Kopula gekommenen Alttiere *von cancellatus scheinen in Gesellschaften zu überwintern.* So berichtet v. Lengerken, daß er unter der Rinde alter Strünke *Carabus cancellatus* Illig. in Gesellschaft von vier bis zehn Individuen in Westpreußen überwinternd vorfand, auch andere Arten fanden sich zu Winterschlafgesellschaften zusammen.

4. Ei und embryonale Vorgänge.

Die Eier werden, wie geschildert, *von Anfang Juni bis Ende Juli etwa $^1/_2$—$2^1/_2$ cm tief in Erde abgelegt und liegen einzeln, mit der Längsachse parallel zur Erdoberfläche mit der ventralen Seite nach oben, in einer kleinen Höhlung, die das ♀ von oben oder in der Erde sitzend mit dem Abdomen herstellt.* Die *Eimaße* betragen *im Durchschnitt* von 12 Eiern: 4,9 : 2,2 mm, *Maximum* 5,3 : 2,5, *Minimum* 4,2 : 1.7 mm. (Verhoeff gibt für unbefruchtete, nicht entwicklungsfähige Eier von *cancellatus*

die Maße 1,5 mm : 4—4,5 mm an.) Sie sind von milchigweißer Farbe, matt glänzend. Eier, die an der Oberfläche abgelegt wurden und sich als nicht entwicklungsfähig erwiesen, nahmen eine stumpf graugelbe Farbe an. Untersucht man die Eihaut bei schärferer Vergrößerung, so erkennt man eine deutliche Felderung des Chorions, welche sich aus größeren oder kleineren Sechsecken, Vier- und Fünfecken, wie sie auch Verhoeff, v. Lengerken und Oertel für andere Arten angeben, zusammensetzt (Abb. 3). Diese Felderung liegt erhaben als Gitterwerk der Grundfläche auf, die mit Poren versehen ist und einen Gas- und Feuchtigkeitsaustausch zuläßt. In den Feldern setzen sich bei der Herausnahme des Eies aus der Eiwiege Erdpartikelchen fest, die am unberührten Ei fehlen. Die Eihaut erweist sich elastisch und widerstandsfähig gegen Stöße und Einbeulungen. Das Ei ist, wenn es frisch gelegt ist, von zylindrischer Form mit abgerundeten Ecken und im Querschnitt kreisrund (Abb. 4). Später nimmt es eine nierenförmige

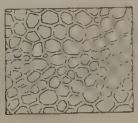


Abb. 3. Felderung der Eihaut (frisches Ei), gez. b. 390facher Vergrößerung.



Abb. 4. Jüngeres Ei von *Carabus cancellatus* Illig.



Abb. 5. Älteres Ei von *Carabus cancellatus* Illig.

Gestalt an, verursacht durch den ventral eingekrümmten Embryo (Abb. 5). Dabei scheinen die Hervorwölbungen der Pole von der Seite betrachtet grauweiß, glasig durch und heben sich von der gelblich, milchweißen Farbe des übrigen Eies ab. Es tritt auch öfters eine allgemeine Verdickung eines Poles auf. Später, einige Stunden vor dem Schlüpfen, ändert sich die Gestalt des Eies dauernd. Ein- und Ausbeulungen wechseln. Das Ei krümmt sich nach der ventralen Seite zusammen und streckt sich wieder, sodaß das ganze Gebilde auf glatter Unterlage schwach hin und her rollt. Diese äußeren Gestaltveränderungen hängen mit den Bewegungen des Embryo zusammen und zeigen das bevorstehende Schlüpfen der Larve an. Untersucht man das Ei unter dem Mikroskop, so bemerkt man nach einigen Tagen 6 + 6 bräunlich durchschimmernde Punkte am oralen Pole, die Ozellen der Larve. Diese führen typische Bewegungen (Abb. 6) aus, auf die weiter unten eingegangen werden soll. In der weiteren Entwicklung scheinen zwischen den Ozellen zwei schwärzliche Gebilde, die *Eisprenger*, und zwischen diesen und den Ozellen zwei lange Borsten hindurch, die auf dem Epicranium der Larve sitzen. Vor dem Schlüpfen erkennt man bereits die

chitinisierten Spitzen der Mandibeln, die Sinnesborsten auf den Anguli frontales und die Prätarsi, lateral die chitinösen Ringe der Stigmen (Abb. 7).

Mit Verhoeff kann man, wie auch Oertel tat, vier Perioden der Eientwicklung unterscheiden, die allmählich einander ablösen, für die ich aber keine genauen Zeitangaben machen kann.

1. Periode (Abb. 4):

Das Ei ist von zylindrischer Gestalt, gleichmäßig milchweißer Farbe und von glänzendem Aussehen. Die Dauer dieses Stadiums beträgt, auch bei größerer Hitze, einige Tage.

2. Periode (Abb. 6):

Die Ozellen scheinen bräunlich chitinisiert durch und führen seitliche rhythmische Verschiebungen aus.



Abb. 6. Ei von *Carabus cancellatus* in der 2. Periode.



Abb. 7. Ei von *Carabus cancellatus* in der 4. Periode.

3. Periode:

Das Ei ist nierenförmig, ventral eingekrümmt, wobei die Vorwölbungen grauweiß glasig durchscheinen. Hin und wieder zeigt sich eine Verdickung am oralen Pol. Die Farbe ist stumpf, gelblichweiß. Die Ozellen, stark chitinisiert, führen rollende Bewegungen aus. Es scheinen auch die Eisprenger und zwei Borsten durch.

4. Periode (Abb. 7):

Die Gestalt des Eies wechselt dauernd, die Ozellen zeigen Vor- und Rückwärtsbewegungen. Die Mandibelspitzen, Prätarsi und zahlreiche Borsten schimmern durch. Diese Periode dauert nur einige Stunden und endet mit dem Schlüpfen der Larve.

Nach den Bewegungen der Ozellen kann man zwei Entwicklungsphasen des Embryo unterscheiden:

a) die embryonale Atmung,

b) die embryonalen Wehen.

Die Atmung wird in der 2. und 3. Periode erkennbar, die Wehen kennzeichnen die 4. Periode.

a) Embryonale Atmung.

Die embryonale Atmung wird mit der Bildung der Ozellen sichtbar und durch die Rollungen des Kopfes des Embryo angezeigt. In der 2. Periode bewegen sich die Ozellen in seitlicher Richtung, beide Ozellenhaufen gemeinsam und gleichzeitig. Diese Bewegungen kennzeichnet Oertel in seiner Arbeit über *granulatus* L. treffend und bildet sie ab. Später, beim Übergang zur dritten Entwicklungsperiode, werden die Bewegungen allmählich rollend, das heißt, die Ozellen bewegen sich nicht nur seitlich, sondern auch vor- und rückwärts. Die Bewegungen der 3. Periode sind auffallend rhythmisch und werden durch Abb. 8 veranschaulicht.

Bei den Stellungen 1 und 3 (Abb. 8) tritt eine merkbare Pause ein, während der Übergang von Stellung 2 auf 3 und von Stellung 4 auf 1 fließend vor sich geht. So rhythmisch auch diese Bewegungen sind, so hörten sie doch beim längeren Beobachten unter dem Mikroskop allmählich auf, nahmen an Energie ab und wurden unregelmäßig. Feuchtete

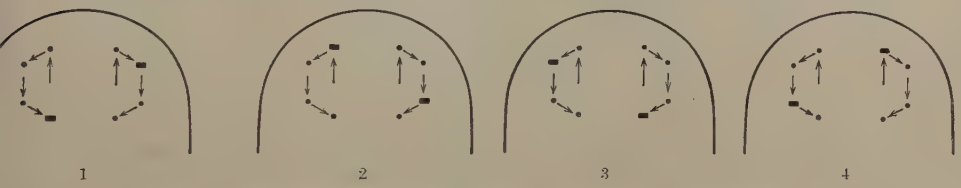


Abb. 8. Ozellenbewegungen in der 3. Periode, bei Stellung 1 und 3 Pause.

ich dann die Eier mit einem Pinsel an, so setzten die Bewegungen in alter Stärke bald wieder ein. *Bei einer Durchschnittstemperatur von 25° C stellte ich unter dem Mikroskop 8—15 dieser Atmungsbewegungen in der Minute fest.*

b) Schlüpfwehen.

Die Bewegungen des Embryo in der 4. Periode nennt Verhoeff „Schlüpfwehen". In der ersten Hälfte liegt der Embryo ruhig, kenntlich an der ruhigen Lage der Ozellen. Erst einige Stunden vor dem Schlüpfen treten jene Wehen auf. Der Embryo krümmt sich zusammen, wobei die Ozellen vom oralen Pol bis zur Mitte des Eies und zurückwandern. Die kreisende Bewegung hat aufgehört. Die Ozellenbewegung dieser Periode geht ruckartig vor sich, besonders die Bewegung zur Eimitte (Abb. 7). Dabei verändert das Ei, wie geschildert, seine Gestalt. *Der orale Teil wölbt sich bei der Krümmung stark vor, da der embryonale Kopf mit den Eisprengern gegen die Eihaut gepreßt wird.* Häufig tritt auch eine starke Anschwellung des Abdominalpoles auf. Durch die starken Bewegungen rollt das Ei auf glatter Unterlage schwach hin und her.

c) Schlüpfvorgang.

Der Schlüpfvorgang wird von VERHOEFF für die Larve von *Carabus ulrichi* treffend beschrieben. Ich möchte ihn jedoch noch einmal für *Carabus cancellatus* nach meinen Beobachtungen zusammenhängend schildern. Er wird durch Abb. 9 schematisiert dargestellt.

Um 9^{40} Uhr abends *reißt plötzlich* nach energischer Bewegung des embryonalen Kopfes, wie für die 4. Periode der Eientwicklung angegeben, *die Eihaut über den Eisprengern* und der dorsale Hinterrand des Epicranium und der dorsale Vorderrand des 1. Thorakalsegmentes wölben sich aus der Rißstelle hervor (Abb. 9a). Die zum Vorschein kommenden Teile sind feucht, wie auch die ganze Larve, kurz nach dem Abstreifen der Eihäute, von einer Feuchtigkeit überzogen ist. Die Bewegungen werden kurze Zeit nach dem ersten Einreißen des Chorions fortgesetzt und gleichen einem abwechselnden Saugen und Pumpen. Ab-



Abb. 9. Das Schlüpfen der Larve aus der Eihaut.

wechselnd werden Kopf, Thorax und Abdomen aufgebläht, bis auch die Mundwerkzeuge und der gesamte Thorax aus den abgleitenden, sich allmählich graubräunlich färbenden Eihüllen herausgezogen sind (Abb. 9b). Nach kurzer Pause blähen sich Kopf und Thorax energisch auf, und die Extremitäten gleiten aus der Eihaut heraus (Abb. 9c). Bei der nun folgenden Blähung des Abdomens und der Zusammenziehung des Thorax biegt sich der Kopf stumpfwinklig in dorsaler Richtung vom Thorax ab (Abb. 9d). Bei den Zusammenkrümmungen der Larve fassen hin und wieder die Extremitäten um die Eihaut, die noch das Abdomen umschließt. Auch die Mandibeln fassen, nachdem die zuerst zu einem Strange zusammengelegten Antennen, Maxillar- und Labialpalpen sich voneinander gelöst haben, am Hinterende in die Eihaut. Bei energischem Strecken der Larve wird dann die Haut gänzlich abgestreift (9^{54}), wobei die Extremitäten streifende Bewegungen ausführen. Die Dauer dreier Schlüpfvorgänge, die ich beobachten konnte, und wobei die Eier auf Uhrschälchen oder auf der Erde lagen, betrug

10, 14 und 30 Minuten. Den Larven wurden dabei keinerlei künstliche Hilfeleistungen gewährt. Die Temperatur betrug in den drei Fällen 17—20° C. Die Dauer war somit wesentlich kürzer, als sie Verhoeff für die Larven von *Carabus ulrichi* angibt, der bei freiliegendem Ei ungefähr 2 Stunden beobachtete.

Die geschlüpfte Larve liegt zusammengerollt auf der Seite und dreht und dehnt sich nur hin und wieder, gewissermaßen die Schlüpfbewegungen fortsetzend, wobei auch die Extremitäten seitlich auseinandergespreizt werden. Endlich beginnt sie zu laufen. Sie ist noch völlig weiß, nur die Ozellen, Mandibelspitzen und die Prätarsi sind chitinisiert. 2 Stunden nach dem Beginn des Schlüpfens setzt langsam die Verfärbung ein, die sich zuerst als grauer Schimmer an den Tergiten bemerkbar macht. Am anderen Morgen um 7^{15} fand ich die Larve, deren Schlüpfvorgang 9^{40} abends einsetzte, geschwärzt vor. Ob geringe Nachdunkelung eintrat, konnte ich nicht feststellen, sodaß ich den *Ausfärbungsprozeß mit dem Schlüpfen auf 9—10 Stunden ansetzen muß.*

Nicht immer gelingt es den Junglarven, gänzlich die rasch eintrocknende, graubräunliche Eihaut abzustreifen, wie auch schon Verhoeff für *Carabus ulrichi* angibt. So fand ich mehrmals völlig ausgefärbte Larven, die mit der eingetrockneten Eihaut über den Pseudocerci umherliefen. Sie streiften sie allmählich beim Kriechen in der Erde gänzlich ab. Es mag das Auftreten nicht völlig geschlüpfter Larven daran liegen, daß ich die natürlichen Verhältnisse der Eiwiege gestört und die Eier mehr an die Oberfläche gelegt hatte.

5. Die Lebensweise der Larven.

Als ich eine frisch geschlüpfte, noch unverfärbte Larve unter dem Mikroskop betrachtete, fielen mir am Klypeus zitternde Auf- und Niederbewegungen auf. Da ich außerdem unter dem unpigmentierten Clypeofrons und dem 1. Thorakalsegment kleine perlschnurartige glänzende Gebilde feststellte, die sich in der Längsrichtung hin und her schoben, so muß ich annehmen, daß es sich hier um *die Erscheinung des Luftschluckens* handelte, wie sie für viele Insekten und z. B. von Verhoeff für *Carabus ulrichi* und für Silphiden und Forficuliden beschrieben sind. Die aufgenommene Luft hat die funktionelle Aufgabe, den noch weichen Körper zu straffen.

Wie bisher für *Carabus ulrichi, auratus* und *granulatus*, für *Calosoma* und *Pterostichus* festgestellt worden ist, *fraßen meine jungen Larven erst nach Verlauf von 2—3 Tagen. Sie machten also während dieser Zeit eine postembryonale Dotterernährungsperiode durch.* Nach dieser Zeit nahmen sie zum Teil gierig Regenwürmer, Hackfleisch und Bananenscheiben an. Ein anderer Teil lernte das Fressen dadurch, daß ich den jungen Larven immer wieder die Nahrung mit der Pinzette vor die

Mandibeln hielt, was sie zuerst mit einer Abwehrbewegung, durch Heben des Abdomens bis über den Kopf quittierten, wie man es auch von Staphylinen beobachten kann. Das Austreten eines Flüssigkeitstropfens aus dem After bei der Abwehrbewegung, wie es v. Lengerken für die I. Larve von *auratus* beschreibt, konnte ich nicht beobachten. Endlich schlugen dann die Larven, teilweise wohl aus Abwehr, die Mandibeln zusammen und begannen bald lebhaft an der Nahrung zu zerren und zu fressen.

Die geschilderte Abwehrbewegung bemerkte ich auch beim Zusammentreffen zweier Larven, die dann aber sofort voreinander Kehrt machten. Da ich die jungen Larven baldmöglichst isolierte, bemerkte ich nur einen Fall von Kannibalismus. Eine junge ausgefärbte I. Larve wurde von einer einige Tage älteren vom Abdomen her angefressen.

Die Larven von *Carabus cancellatus* sind *Dämmerungs- und Nachttiere*, die allerdings in den Wochen intensivster Entwicklung auch am Tage umherlaufen und fressen. Sie vermögen mit ihren Beinen sehr rasche rudernde, fast zappelnde Bewegungen zu machen, die eine sehr schnelle Fortbewegung ermöglichen. Der Kopf wird wagerecht in Verlängerung des Thorax getragen oder etwas dorsal angehoben, die Antennen sind schräg vorwärts gerichtet. Da das Analrohr als Stütze des Abdomens und als Nachschieber benutzt wird, so pflanzen sich bei der Vorwärtsbewegung Wellenbewegungen über das Abdomen bis zum Kopfe fort. Das Analrohr dient auch als Drehpunkt bei Wendungen. *Die Larven graben sich dicht unter der Erdoberfläche Stollen, in denen sie sich schnell fortbewegen können. Sie dienen ihnen zur notwendigen Feuchterhaltung ihres Körpers und zum Schutz. Das Feuchtigkeitsbedürfnis der Larven ist groß.* Sie schlagen bei großer Hitze oft, um zu saugen, die weitgespreizten Mandibeln in die feuchte Erde. Wird das Erdreich, auf dem sie leben, nichts öfters angefeuchtet, und ihnen auch sonst kein Wasser geboten, so verdursten die Larven oder überziehen sich derart mit Staub und Erde, daß sie eingehen. Sehr oft stellte ich auch Sandverklebungen des Analrohres fest, die zum Tode führten. *Die Larve geht nur oberirdisch auf Beute aus, zieht aber hin und wieder Nahrungsbrocken vor oder etwas in den Ausgang ihrer Stollen, um ungestört fressen zu können.* Bei der Rückwärtsbewegung auf der Oberfläche dient ihr das Analrohr als Widerlager, das im Stollen durch die Pseudocerci unterstützt wird. Oertel schildert diese Bewegung treffend für *Carabus granulatus*. Im Gegensatz zu den Imagines gehen die Larven gerne an lebende Regenwürmer und lassen sich von den Abwehrbewegungen dieser Beutetiere unbekümmert hin und her schleudern. Der Angriff erfolgt von unten. Die Larve schiebt sich dicht an den Wurm heran und schlägt, den Kopf hebend, die Mandibeln in das Beutetier. Die Mundwerkzeuge halten fest, wenn auch der sich dann einrollende Wurm

die Larve hochreißt und umherschleudert. *Selbst junge Larven gehen an größere Regenwürmer, versetzen ihnen einen Biß, werden eine Zeitlang umhergeworfen und lassen dann wieder ab, bis der Wurm ruhig liegt, packen wieder zu, werden abermals abgeschüttelt, bis endlich der Wurm derart gelähmt ist, daß die Larve beim Fressen nicht mehr durch Bewegungen gestört wird. Die unerwartete, rasche Lähmung des Regenwurms durch die Bisse der Larven wird durch die Giftwirkung des Mitteldarmsekretes erklärt, das zur präoralen Verdauung in die Wunde des Beutetieres erbrochen wird. Ferner dient das Sekret als Abwehr- und Schreckmittel und verleiht den Larven den auch den Imagines eigenen fauligscharfen Geruch.* Die Lebensweise der drei Larvenstadien ist die gleiche.

6. Das Wachstum der Larven.

Die aus dem Ei geschlüpfte Larve zeigt eine Länge von 10—12,5 mm und eine Breite von 1,8 mm. Um den Verlauf des gesamten Längenwachstums festzustellen, wurden drei Larven A, B, C täglich ungefähr zu derselben Stunde mit dem Zirkel gemessen und die gefundenen Maße anf Millimeterpapier abgetragen (Abb. 10). Die senkrechten Striche, die mit *H* gekennzeichnet sind, zeigen die Häutungen der Larve an. *Diese machen nämlich, wie anscheinend alle Carabus-Larven, drei Stadien durch.* Ich bezeichne die Stadien als I., II., III. Larve.

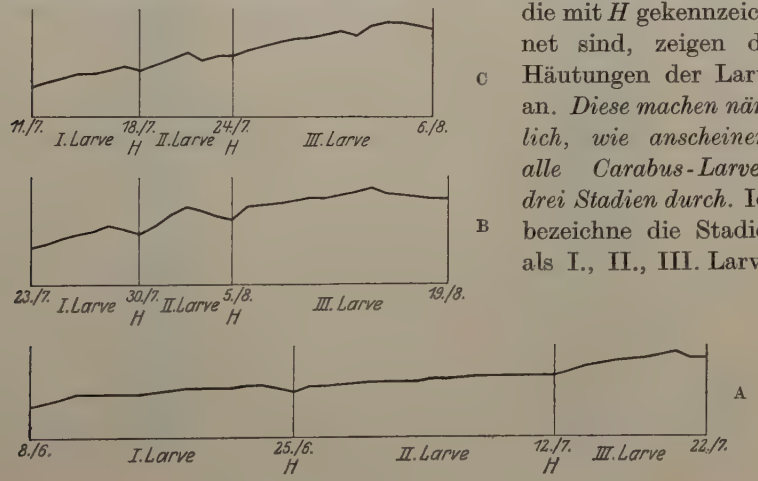


Abb. 10. Wachstumskurven dreier Larven.

Auf der Tabelle zeigen die gewonnenen Wachstumskurven eine zu erwartende starke Abhängigkeit von der Temperatur. Die anfangs langsame Entwicklung der Larve A im Juni wird im Juli im III. Stadium bei eintretender Hitze in kurzer Zeit abgeschlossen. Larve C, die zu dieser Zeit sich im I. und II. Stadium befindet, zeigt ebenfalls ein schnelles Längenwachstum und einen raschen Abschluß der einzelnen Stadien. *Die Dauer des I. Stadiums betrug bei meinen Larven 6 bis 19 Tage, in den meisten Fällen 9 Tage, des II. Stadiums 5—16 Tage*

(in der Regel 5 Tage), des III. Stadiums bis zum endgültigen Verschwinden der Larve im Erdboden 10—14 Tage. Ferner zeigen die Kurven ein rasches Wachstum nach dem Schlüpfen aus dem Ei, das besonders bei A und C für kurze Zeit stockt.

Sicherlich ist dieses Auftreten einer kurzen Wachstumsstockung mit dem Übergang von der embryonalen Dotterernährungsperiode zur Eigenernährung zu erklären, da sie in allen Fällen am 3. Tage einsetzt. Dann steigen die Kurven wieder bis zum Erreichen der Maximallänge an. Die I. Larven erreichten die Länge von 15, 16,5 und 19 mm Länge. Das Maximum wird 1—3 Tage vor der Häutung erreicht. Bis zu dieser zeigt sich anschließend eine allmähliche Längenabnahme. Die Larven werden drehrund, verschmähen jede Nahrung und ziehen sich in die Erde zurück, wo zuerst die Dorsalsutur am Thorax und dann die Kopfnähte aufreißen, und sich die weiße II. Larve zuerst mit Thorax und Kopf, dann mit den Extremitäten und schließlich unter Weiterreißen der Dorsalsutur mit den letzten Abdominalsegmenten und den Pseudocerci aus der Exuvie herausarbeitet. Ich beobachtete den Vorgang der Häutung an einer II. Larve, die sich an der Oberfläche liegend in das III. Stadium verwandelte, und veranschauliche ihn durch Abb. 11. Die Larve vermochte sich gänzlich von der Exuvie zu befreien, obwohl sie auf der Erdoberfläche und nicht, wie es die Regel ist, in der Erde lag. Ich beobachtete allerdings auch eine II. Larve, die bereits vollkommen verfärbt war, aber an den Extremitäten noch die Exuvie mit sich schleppte. Sie ging hilflos ein, ohne sich von den Hautresten befreien zu können. Die Verfärbung nach der Häutung dauerte vormittags, an der Luft, bei recht hoher Temperatur, nur 3 Stunden. Nach 1 Stunde waren die Tergite grau, wobei die Verfärbung vom letzten Abdominalsegment begann und in cranialer Richtung fortschritt. Nach 2 Stunden waren alle Tergite schwarz verfärbt bis auf das 1. Thorakaltergit, das noch einen grauen Schimmer zeigte. *Nach 3 Stunden waren auch die Pseudocerci nachgedunkelt und somit das Tier völlig ausgefärbt.*



Abb. 11. II. Larve bei der Häutung in das III. Stadium.

Nach der 1. Häutung setzt das Wachstum wieder energisch ein und dauert bis zum Längenmaximum ununterbrochen an. Die II. Larven erreichten Längen von 20, 21 und 25 mm, 2—4 Tage vor der Häutung. Bis zur II. Häutung nahmen dann die Tiere wieder an Länge ab, oder blieben doch wenigstens stationär, wie Larve A zeigt. Nur an Larve C kann nach kurzem Fallen noch einmal ein schwaches Ansteigen der Wachstumskurve beobachtet werden. Nach vollzogener Häutung in das III. Stadium geht wieder ein kräftiges, nur von Larve C einmal unterbrochenes Wachstum vor sich. Es wurden erreicht 28—31 mm

Länge bei 3,5 mm Breite, und zwar wieder 2—5 Tage, bevor die Larven in der Erde verschwanden zur Herstellung der Puppenwiege.

Aus den Wachstumskurven leite ich drei Regeln ab.

1. *Nach dem dritten Tage des I. Stadiums stockt das Wachstum gewöhnlich kurze Zeit.*

2. *Vor einer Häutung zeigt sich eine deutliche Längenabnahme.*

3. *Die Dauer der Stadien und die Intensität des Wachstums sind* — wie bei allen Insekten — *von der Temperatur abhängig. Wärme fördert, Kälte verzögert die Entwicklung.*



Abb. 12a. I. Larve von *Carabus cancellatus* Illig.



Abb. 12b. II. Larve von *Carabus cancellatus* Illig.

7. Das I. Larvenstadium (Abb. 12a).

Wie eingangs erwähnt, fehlt bisher eine genaue Beschreibung der Larve von *Carabus cancellatus* Illig. und die Kennzeichnung der drei Stadien. In folgendem soll diese Lücke ausgefüllt werden.

Die I. Larve wird gekennzeichnet durch ein Paar Eisprenger und reduzierte Pleuropoden.

Kopf und Dorsum der ausgefärbten Larve sind glänzend schwarz. Die Fühler, Maxillen und Labialpalpen erscheinen im durchfallenden Lichte gelbbraun, ebenso die Spitzen der Pseudocerci. Die Spitzen der Mandibeln scheinen rotbraun durch. Eine Regel, ob die linke Mandibel in der Ruhelage über der rechten geklappt liegt, oder umgekehrt, läßt sich nicht aufstellen. Die Koxen und Femura sind schwarzbraun, die Tibien und Tarsen rot-, die Prätarsi gelbbraun.



Abb. 12c. III. Larve von *Carabus cancellatus* ILLIG.

Der Prothorax ist größer als die beiden anderen Thorakalsegmente, mehr quer rechteckig, während Meso- und Metathorax quer trapezförmig geformt sind. Die Dorsalsutur ist auf allen Segmenten sichtbar, außer auf dem 9., dem letzten Segment. Die Abdominaltergite und das Prothorakaltergit tragen an jeder Seite eine Eindellung. Die Oberfläche ist glatt, glänzend, das 9. Segment und die Pseudocerci sind rauh granuliert. Die Tergiten tragen am hinteren lateralen Rand eine schwache Borste.

Der Körper ist langgestreckt mit annähernd parallelen Seiten. Die Extremitäten sind im Gegensatz zum III. Stadium lang und ragen vom Femur ab unter den Tergiten hervor. Von der Seite betrachtet zeigt sich, daß die Larve ihren größten Durchmesser hinter der Mitte des 3. Thorakalsegmentes erreicht, um sich nach dem Kopfe zu rasch, nach dem Abdomen nur allmählich zu verjüngen. Die Maße der ausgefärbten Larven betrugen 10—19 mm bei 1,8—2,3 mm Breite.

Der Kopf. — Der Kopf ist von oben gesehen in der Fläche fast ebenso groß, aber in seinem größten Durchmesser nicht ganz so breit wie das 1. Thorakalsegment. Die Schläfen sind nach hinten gerundet. Der Kopf ist mit dem Thorax durch eine Intersegmentalhaut verbunden und kann sich einige Millimeter in diesen einschieben. Er wird im

Leben wagerecht oder dorsal emporgehoben getragen, nicht, wie v. LENGERKEN für *Carabus auratus* schreibt, ventral geneigt. Die große Beweglichkeit des Kopfes ist beim Kampf mit den Beutetieren erforderlich.

Das Foramen occipitale liegt lateral gesehen schräg von oben vorn nach hinten unten. Dieser Umstand erleichtert wesentlich das Anheben des Kopfes. Die Larven packen ja auch, wie geschildert, ihre Beute gerne von unten und schlagen die Mandibeln unter Anheben des Kopfes von unten ein.

Die obere Mediannaht des Kopfes (Abb. 13) ist stark verkürzt, die Ventralnaht (Abb. 15) überragt sie an Länge, woraus sich die schräge Lage des Foramen occipitale erklärt. Dorsal in der Mitte ist das Foramen ausgebuchtet. Anschließend auf jeder Kopfhälfte folgt ein bogig vorgezogener Teil. Die Seiten in der Tempusgegend sind wiederum bogig vorgezogen. Der dorsalen medianen Ausbuchtung des Foramen folgt ein schmaler Chitinwulst (Abb. 14), der in der Mitte von der Dorsalsutur unterbrochen wird. Begleitet wird der Wulst von einer gelblich durchschimmernden Naht, die an der Basis suturae frontalis ihren Ursprung nimmt und allmählich verschwindet. Die Dorsalsutur erweitert sich in die Basis suturae frontalis, von

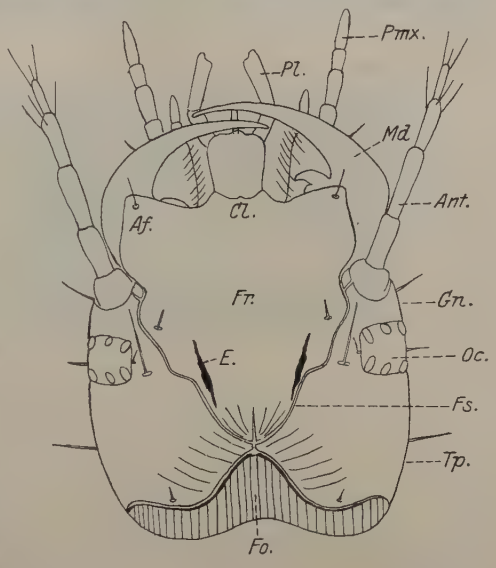


Abb. 13. I. Larve. Caput (dorsal). *Fo.* = Foramen occipitale. *Tp.* = Tempus. *Fs.* = Sutura frontalis. *E.* = Eisprenger. *Oc.* = Ozellen. *Gn.* = Genae. *Ant.* = Antenne. *Md.* = Mandibel. *Pmx.* = Palpus maxillaris. *Pl.* = Palpus labialis. *Cl.* = Clypeus. *Af.* = Angulus frontalis.

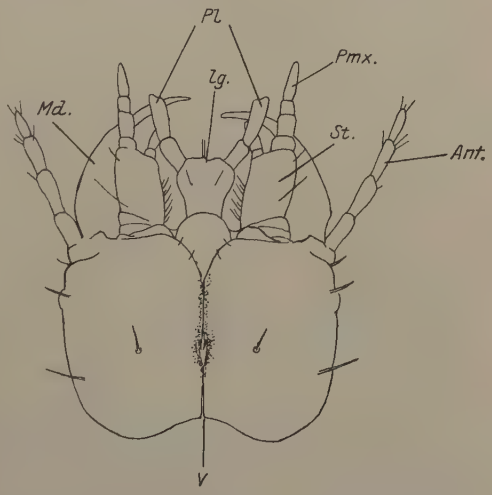


Abb. 15. I. Larve. Kopf (ventral). *Ant.* = Antenne. *St.* = Stipes maxillaris. *Pmx.* = Palpus maxillaris. *Pl.* = Palpus labialis. *Lg.* = Ligula. *Md.* = Mandibel. *V.* = Ventralnaht.

der aus die Frontalsuturen sich abzweigen. Die Basis suturae frontalis schneidet hin und wieder auch keilförmig noch etwas in den Clypeofrons ein (Abb. 16), wie auch v. LENGERKEN für *Carabus auratus* abbildet. Die Form der Basis suturae frontalis ähnelt der von *Carabus auratus*. Der chitinöse Wulst (Abb. 16), der der Ausbuchtung des Foramen folgt, ist beiderseits der Unterbrechungsstelle durch die Sutura dorsalis, die Basis suturae frontalis erweiternd abgeschrägt. Auch die dorsale Mediannaht erweitert sich oral in der Hälfte ihres Verlaufes, anscheinend schärfer als bei *auratus*. Die Form der Basis suturae frontalis weicht somit von der von *Carabus granulatus* ab.

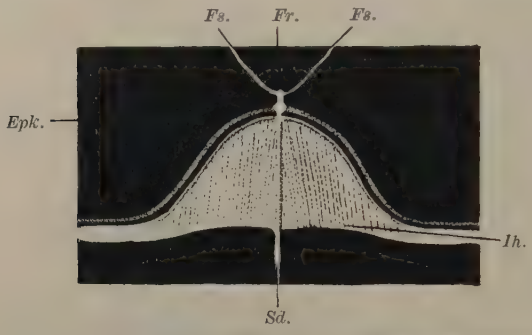


Abb. 14. Aboraler Rand des Craniums mit Intersegmentalhaut. I. Larve. *Sd.* = Sutura doralis. *Fr.* = Frons. *Epk.* = Epicranialhälfte. *Ih.* = Intersegmentalhaut. *Fs.* = Sutura frontalis.

Die Suturae frontales gabeln sich dichotom von der Basis aus und verlaufen bogig zur Basis der Eisprenger, biegen in sanftem Bogen median ab, laufen ein Stück mit den Eisprengern parallel und biegen nach $^1/_3$ Länge der Eisprenger im stumpfen Winkel lateral ab. Nach annähernd geradem Verlauf biegen sie abermals median um und verlaufen im flachen nach den Ozellen offenen Bogen an diesen vorbei. Nachdem sie median im stumpfen Winkel umgebogen, gabeln sie sich. Der äußere kurze Ast endet am Basalwulst der Antennen, der innere nach scharfer stumpfwinkeliger lateraler Knickung am Außenrande des Angulus frontalis (Abb. 13 und 17).

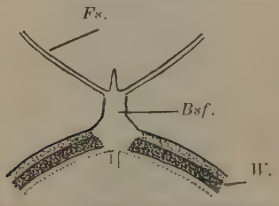


Abb. 16. I. Larve. Basis suturae frontalis. *Fs.* = Sutura frontalis. *Bsf.* = Basis suturae frontalis. *W.* = chitinöser Wulst.

Der Verlauf der Suturae frontalis ist für alle drei Stadien ungefähr der gleiche. Sie liegen in flachen Vertiefungen und schließen Y-förmig den Vorderkopf ein.

Die Anguli frontales sind große lappige Gebilde, die scharf vom übrigen Clypeofrons abgesetzt sind. Ihr lateraler Rand ist bogig eingebuchtet, ihr Vorderrand bogig ausgebuchtet. Sie bilden einen spitzen Winkel, der beim II. und III. Stadium weiter ausgezogen wird und daher spitzer wird (Abb. 17, 18, 19). Auf der Mitte der Anguli steht eine lange Sinnesborste, auf einer kreisrunden, heller chitinisierten Grundfläche.

Der Clypeus setzt beiderseits mit einem stumpfen Winkel an die Anguli frontales an. Beim I. Stadium am größten, nimmt dieser Winkel

bis zum III. Stadium ab, bleibt aber auch hier noch ein stumpfer. Der Clypeus bildet das mittlere Vorderranddrittel des Clypeofrons. Er ist median tief ausgehölt und dreilappig. Der mittlere, spitze Lappen ragt am weitesten vor und überragt die Anguli frontales. Er liegt aber tiefer als



Abb. 17. I. Larve. Clypeofrons. *Esp.* = Eisprenger.



Abb. 18. II. Larve. Clypeofrons.



Abb. 19. III. Larve. Clypeofrons.

die beiden Nebenlappen und erscheint deshalb in der Aufsicht auf den Kopf kürzer als diese, ragt vielmehr kaum hervor. Die Nebenlappen sind stumpfer als der Mittelzahn und nehmen an Länge im II. und III. Stadium zu, bis sie die des Mittellappens im III. Stadium erreichen und mit ihm über die Anguli frontales herausragen. Der laterale Rand der Seitenlappen ist stufig abgesetzt. Die Form und Lage der Stufen ist verschieden bei den einzelnen Stadien und asymmetrisch. Beim I. Stadium wenig angedeutet, treten sie beim II. und III. Stadium stärker hervor. (Als Seitenhöcker kann ich diese Absätze nicht bezeichnen.)

Jeder dieser drei vorspringenden Zähne ist ein Sinnesorgan und nach Verhoeff mit einem endwärts nicht hervorragenden Sinnesstäbchen besetzt.

Die Form des Clypeofrons und Form und Lage der Zähne des Clypeus bilden ein ausgezeichnetes Artmerkmal. Der Hinterteil des Epicraniums zeigt radial angeordnete, unregelmäßige Runzeln.

Die Augen bestehen jederseits aus sechs Ozellen (Abb. 20). Bei *Carabus cancellatus* Illig. zeigen die Ozellen unregelmäßig runde bis ovale Form. Sie liegen jederseits auf einem vorgewölbten Augenhügel. Zwei liegen dorsal, zwei auf der Krümmung der Genae, zwei lateral. Sie wölben sich halbkugelig vor und scheinen schon beim älteren Embryo dunkel chitinisiert durch die Eihaut. Bei der Ausfärbung der Larve färbt sich der Augenhügel gleichmäßig schwarz, die Ozellen heben sich bernsteingelb glänzend davon ab.



Abb. 20. I. Larve. Rechter Augenhügel mit Ozellen.

Das I. Larvenstadium ist durch zwei Eisprenger ausgezeichnet. Es

sind dies dunkel pigmentierte Gebilde, die an der Innenseite der Frontalsuturen liegen und sich scharf von der noch unverfärbten Larve abheben. Später, wenn auch ihre Umgebung dunkel ausgefärbt ist, kann ihre Form nur noch schwer erkannt werden. Die Eisprenger treten bei den energischen Krümmungen und Streckungen des Embryo in Funktion, indem sie die Eischale aufschlitzen. Sie scheinen deshalb schon früh dunkel pigmentiert durch die Eihaut hindurch. Diese Gebilde kommen voraussichtlich bei allen Carabidenlarven vor. Für *ulrichi* sind sie von Verhoeff, für *auratus* von v. Lengerken und für *granulatus* von Oertel beschrieben. Bei *cancellatus* sind sie verhältnismäßig klein, etwa $^1/_4$ so lang wie der Kopf der Larve (Abb. 17). Ihr lang und spitz ausgezogener aboraler Teil gleicht einem scharfen gezahnten Grade und ist mit der Cutikula verwachsen. Die adorale Spitze ist aufgerichtet und ragt frei hervor. Sie werden mit der ersten Häutung abgeworfen.

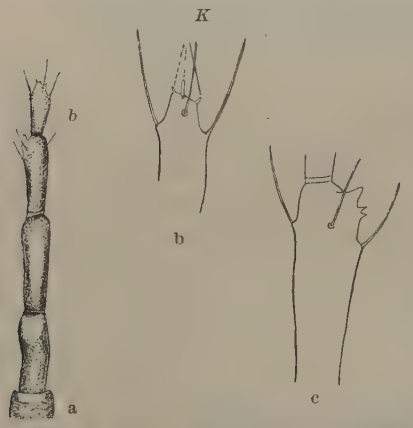


Abb. 21. I. Larve. a) linke Antenne, b) viertes Glied der linken Antenne (*K* = Sinneskegel), c) drittes Glied der rechten Antenne.

Die Beborstung der dorsal sichtbaren Kopffläche ist regelmäßig. Je eine lange Borste steht auf der Mitte der Anguli frontales, je eine zwischen Frontalsutur und Augenhügel, daneben eine kleine Borste etwas höher am inneren Augenhügelrand. Je eine kleine Borste findet sich zwischen Frontalsutur und Eisprengern, etwa in Höhe der adoralen Spitze derselben. Ferner steht je eine kleine Borste am aboralen Rand des Epikraniums, die gewöhnlich durch den Vorderrand des Prothorax verdeckt ist. Am Tempusrand und am lateralen Augenhügelrand ragen ebenfalls je eine Borste beiderseits hervor, die aber ventral entspringen. Je eine steht lateral am Grunde des Antennenwulstes. Ventral wird die Kopfkapsel durch die ventrale Längssutur (Gularnaht Kemners) in zwei symmetrische Hälften geteilt. Der feinere Bau dieser Naht soll beim III. Stadium besprochen werden. Abb. 15 zeigt die ventrale Ansicht des Kopfes beim I. Stadium. An Borsten finden sich je eine in der Mitte der Cranialhälften, je eine mehr lateral und aboral gerückt, und je eine in Höhe der Ozellen. Die beiden letzteren ragen über den lateralen Rand hinaus und sind dorsal sichtbar.

Die Antennen (Abb. 21) sind viergliedrig, schlank und stehen an Länge zwischen den etwas kürzeren Labialpalpen und etwas längeren Maxillarpalpen. Das Grundglied sitzt auf einem häutigen, runden Wulst.

Die vier Glieder, vom 1.—4., verhalten sich in ihrer Länge wie 1 : 1,2 : 1 : 0,7. Außerdem ist das 4. Glied nur halb so breit wie das 3. Um die Spitze des 4. Gliedes (Abb. 21a) stehen drei Borsten, von denen die eine etwas höher inseriert als die anderen. Auf der Spitze stehen drei längere Zapfen (Abb. 21b *K*), die als Sinnesorgane anzusehen sind. Um das distale Ende des 3. Gliedes stehen ebenfalls drei Borsten, deren äußere tiefer angebracht ist.

Die Mandibel (Abb. 22, 23) hat die Form einer Sichel, die lateral gerundet, auf der Innenseite von der Basis des Innenzahnes ab wie bei *Carabus auratus* gezähnt ist. Das Retinaculum (Abb. 22 *R*), wie ich den median gerichteten, starken Innenzahn nach v. LENGERKEN nenne, ragt mit einer, mitunter doppelt ausgebildeten Spitze hervor und stützt

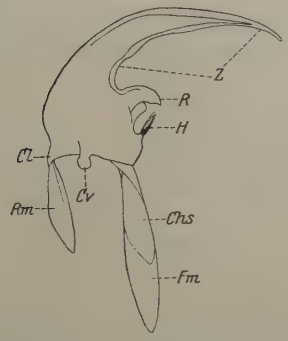


Abb. 22. I. Larve. Rechte Mandibel (ventral). *z* = Zähnchen. *R.* = Retinaculum. *H* = Haarbüschel. *Fm.* = Fexor mandibulae. *Chs.* = Chitinschuppe. *Cv.* = Condylus ventralis. *Cl.* = Condylus lateralis. *Rm.* = Retractor mandibulae.



Abb. 23. I. Larve. Linke Mandibel (dorsal). *Cd.* = Condylus dorsalis.

sich auf ein darunter liegendes, scheibenförmiges Polster. Unterhalb des Retinaculum liegt eine Papille, in die ein gelbrotes Haarbüschel (Abb. 22 *H*) eingelassen ist. Eine weitere Beborstung an der Mandibel fehlt.

Dorsal artikuliert *die Mandibel etwa in der Mitte ihres Basalrandes durch den wulstförmigen Condylus dorsalis, der am unteren Rande eine halbkugelförmige Gelenkpfanne trägt. Diese wird gebildet durch einen halbringförmigen Wulst, dessen Innenrand scharfrandig ist. Die Gelenkpfanne artikuliert mit einer Gelenkkugel des Craniums*, die von oben zapfenförmig eingreift. Dieses Pfannengelenk am Condylus dorsalis scheint bei Coleopterenlarven häufig vorzukommen. SCHIÖEDTE bildet es ab für *Cychrus rostratus* XVIII, 4, *Booscus cephalotes* XIX 5, für *Leistus* XV, 12 und auch für *Elateridae*. Für die Gattung *Carabus* ist es noch nicht beschrieben. Abb. 24 zeigt dieses Gelenk beim III. Stadium in der dorsalen und lateralen Ansicht.

Lateral artikuliert die Mandibel durch den Condylus lateralis (Abb. 22 *Cl*). Das ventrale Gelenk besteht aus einem kurzen kugligen Zapfen der Mandibel, der in eine halbkuglige Gelenkpfanne eingreift (Abb. 22 *Cv*).



Abb. 24. III. Larve. Condylus dorsalis der linken Mandibel. 1 lateral; 2 dorsal.

Die Sehne des Mandibelbeugers (Abb. 22 *Fm*) ist äußerst kräftig und so lang wie der Mandibelzahn. Sie wird durch eine chitinisierte Schuppe (Abb. 22 *Chs*) verstärkt. Der Mandibelstrecker (Abb. 22 *Rm*) ist wegen geringerer Beanspruchung schwächer ausgebildet, nicht ganz so lang wie der Beuger.

Auf der dorsalen Fläche liegt am basalen Innenrande eine deutliche Grube, in die während der Ruhelage der Angulus frontalis eingreift. Lengerken nennt sie Fossa anguli frontalis.

Die Maxillen (Abb. 25) besitzen eine halbringförmige Cardo (Abb. 25 *C*), an welche sich distal der länglich-rechteckige Stipes ansetzt (*St*). Die mediane Hälfte der Dorsalfläche des Stipes ist mit kräftigen Borsten besetzt. Eine besonders kräftige Borste steht mehr distal am lateralen Rande auf der dorsalen Fläche, eine zweite auf der Mitte des lateralen Randes. Distal sitzen an dem Stipes der Palpus maxillaris (*Pmx*) und der Lobus externus (*Lbex*) und internus (*Lbi*). Der Lobus internus ist ein ungegliedertes, kegelförmiges Glied, das eine Borste trägt. Der Lobus externus ist zweigliederig, besitzt ein breites Basalglied und ein $^1/_2$mal so langes, kegelförmiges, schmales Endglied. Der Palpus maxillaris besteht aus vier Gliedern. Das Basalglied ist kurz und breiter als die folgenden. Das 2. Glied ist etwa doppelt so lang wie das erste, das 3. Glied etwas schmaler, aber etwas länger als das erste, und das Endglied nicht ganz dreimal so lang wie das erste und spitz kegelförmig zulaufend. An der Spitze trägt es ein kreisförmiges Sinnesfeld, das halbkugelig eingesenkt ist. Am Palpus maxillaris sind keinerlei Haarbildungen zu beobachten.

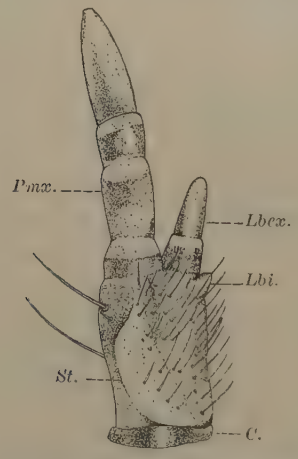


Abb. 25. I. Larve. Linke Maxille (dorsal). *C.* = Cardo. *St.* = Stipes. *Pmx.* = Palpus maxillaris. *Lbex.* = Lobus externus. *Lbi.* = Lobus internus.

Die Palpi labiales (Abb. 26) sind zweigliedrig. Die Endglieder sind $1^1/_2$mal so lang wie die Basalglieder und an der Spitze zweiteilig.

Die dorsale Fläche des Stipes ist über und über mit chitinösen An-

hängen bedeckt. Die lateralen Ränder tragen neben breit schuppenförmigen Anhängen unregelmäßig verteilte Borsten, die hauptsächlich am Rande einer median verlaufenden, tiefen, adoral sich erweiternden Rinne stehen. Die lateral breiten Schuppen werden medianwärts schmaler und feiner, bis sie als schräg median gerichtete, spitze und feine Haare die Rinne bedecken, sich bis in die Mundhöhle fortsetzend. Zwei Borsten ragen hervor, die in Verlängerung des medianen Randes des 2. Labialpalpengliedes stehen und mit den Spitzen nach innen neigen. Das ganze Organ hat nach v. LENGERKEN die Funktion eines Seihapparates. Das für die Beute tödliche Mitteldarmsekret fließt in der beschriebenen Rinne nach vorn und wird durch zwei steife Borsten der Ligula (*Lg*) in die Wunde des Opfers geleitet. Die dichten Borsten und feinen Haare halten beim Aufschlürfen der Nahrung alle gröberen Bestandteile fest. Die dorsale Oberfläche der verschmolzenen Stipites der Palpi labiales wirkt somit wie eine Reuse. LENGERKEN hat diese Funktion für die Larve von *Carabus auratus* eingehend geschildert.

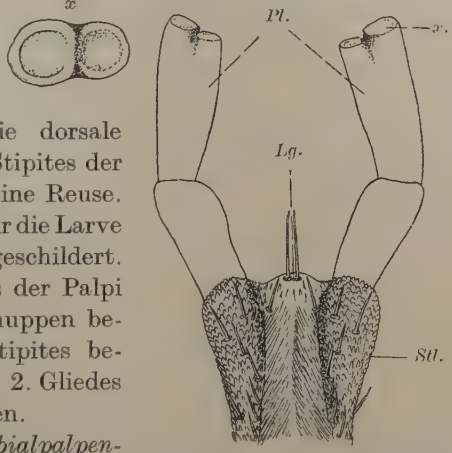


Abb. 26. I. Larve. Die verschmolzenen Stipites der Palpi labiales und der Ligula (dorsal). *Pl.* = Palpi labiales. *Stl.* = Stipes labiales. *Lg.* = Ligula. *x* = Spitze des 1. Labialpalpengliedes.

Der basale Teil des 1. Gliedes der Palpi labiales ist mit den gleichen Schuppen besetzt, wie sie die Seiten der Stipites besitzen. Der basale Rand des 2. Gliedes trägt nur wenige dieser Schuppen.

Das distale Ende des 1. Labialpalpengliedes ist durch eine dunkel chitinisierte, furchenartige Einsattelung in zwei ungleiche Spitzen gespalten. Beide Spitzen sind gerade abgeschnitten. Die median gelegene ist sehr kurz, klein im Durchmesser und tritt kaum hervor, die laterale überragt sie und ist auch im Querschnitt stärker. *Beide tragen schwach eingesenkt ein Sinnesfeld* (*x*).

Das Sinnesfeld hat einen breiten Randwulst, der innen mit einer Linie schwarzer Punkte eingefaßt ist. v. LENGERKEN nimmt an, daß es sich hier um Poren handelt. Das Mittelfeld ist ebenfalls schwach gepunktet. Haarbildungen kommen an den Labialpalpen, im Gegensatz zu *Carabus granulatus*, nicht vor.

Die Gestaltung der 1. Labialpalpenglieder ist nach VERHOEFF ein ausgezeichnetes Artmerkmal. Es unterscheidet sich *Carabus cancellatus* durch die Zweiteilung der Spitze von *Carabus ulrichi* (VERHOEFF), *auratus* (v. LENGERKEN) und *Carabus granulatus* (OERTEL), bei denen das 1. Labialpalpenglied distal nur ein Sinnesfeld trägt.

Ventral sitzt auf jeder Stipeshälfte eine Borste.

Der Thorax. — Der Prothorax ist mit dem Kopf durch eine Intersegmentalhaut verbunden, die eine freie Bewegung und auch ein schwaches Einziehen in den Thorax zuläßt. Median auf der Intersegmentalhaut ist die Sutura dorsalis angedeutet (Abb. 14), die sich in einer Rinne in der Mitte über die drei Thorakaltergite fortsetzt. Die Haut ist gelblich gefärbt und mit feinen, schräg median verlaufenden Runzeln bedeckt.

Das 1. Thorakaltergit überragt die beiden übrigen an Größe und ist von quer rechteckiger Form. Lateral ist es scharf mit einem schmalen Randwulst, adoral schwach mit einem breiten Randwulst abgesetzt. Vor dem lateralen Rand ist es der Länge nach schwach eingedellt. Eine schwache napfförmige Eindellung liegt im ersten Drittel, zwischen Dorsalsutur und Randwulst. Der basale Rand ist nicht abgesetzt, sondern mit schwachen Runzeln versehen.

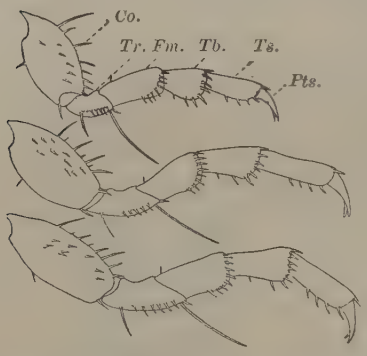


Abb. 27. Extremitäten der 1. Larve (ventral). *Co.* = Coxa. *Gp.* = Gelenkpolster. *Tr.* = Trochanter. *Fm.* = Femur. *Tb.* = Tibia. *Ts.* = Tarsus. *Pts.* = Praetarsus.

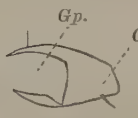


Abb. 27a. Coxa (dorsal).

Das Meso- und Metathorakaltergit ist quer rechteckig und adoral verjüngt. Die napfförmigen Gruben fehlen, beide sind adoral und lateral gerandet und vor dem lateralen Rande der Länge nach eingedellt. Die drei median leicht gewölbten Tergite sind durch schmale Intersegmentalhäute miteinander verbunden. Ihre Seitenkanten ragen ventral gesehen als schmale Streifen über die Ventralseite hervor.

Das 1. Thorakaltergit trägt je eine Borste lateral in den Vorder- und Hinterecken, das 2. und 3. nur je ein Paar in den Hinterecken.

Die Thorakalsegmente tragen die Beine, deren Größenverhältnisse zueinander in Abb. 27 dargestellt sind. Sie sind bei allen Stadien relativ lang, nur erscheinen sie beim I. Stadium ganz besonders lang. Das erste Beinpaar ist, wie Abb. 27 zeigt, das kleinste, das dritte etwas länger als das zweite. Jedes Bein besteht aus Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus, der zwei Krallen (Prätarsus) trägt. Die Coxa ist kräftig, breit und ungefähr so lang wie Trochanter und Femur zusammen. Sie zeigt an der lebenden Larve eine nahezu senkrechte Lage und trägt lateral eine Hohlrinne. Auf der ventralen Seite liegt basal (Abb. 27a *Gp*, Abb. 42 *Gp*) ein Gelenkpolster, das eine rudernde Vor- und Rückwärtsbewegung der Beine ermöglicht. Es reicht bis zur Mitte

der Coxa. Der Trochanter, der im Querschnitt hufeisenförmige Gestalt zeigt, ist knieförmig gebogen. Zwischen ihm und der Coxa tritt die Gelenkhaut, die beide Teile miteinander verbindet, zutage. Der Trochanter ist kürzer als der Femur, an dessen distalem Ende sich die Tibia ansetzt. Diese ist ebenso breit wie der Tarsus und beim 2. und 3. Beinpaar auch ebenso lang wie dieser. Beim ersten Beinpaar ist sie kürzer. Tarsus und Tibia sind proximal verjüngt. Der Tarsus ist dünner als Trochanter und Tibia, der Prätarsus ist $^2/_3$ so lang wie der Tarsus.

Die Anordnung und Zahl der Borsten ist bei den drei Extremitätenpaaren und den drei Larvenstadien gleich, wenn auch die Bedornung im I. Stadium schwächer ist als in dem folgenden. Die Bewehrung besteht aus leicht gebogenen Borsten, deren jede auf einem kleinen ringförmigen Hügel steht. Die Coxa trägt am distalen Rande eine Reihe unregelmäßig angeordneter und ungleich langer Borsten längs der Hohlrinne, die sich abwärts krümmen. Ebenfalls stehen auf der Außenseite der Coxa mehrere unregelmäßig angeordnete, kleinere Dornen. Der Trochanter trägt am distalen Rand zwei längere und eine kurze Borste und an jeder Seite, dem distalen Rande genähert, eine Reihe von sechs kurzen Dornen.



Abb. 28. I. Larve. 3. Abdominaltergit.

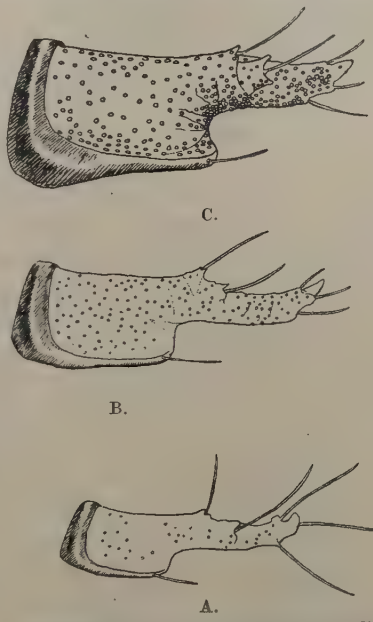


Abb. 29. Die Cerci der drei Larvenstadien A. des I., B. des II., C. des III. Larvenstadiums.

Der Femur trägt jederseits acht kräftige Dornen, die sich auf die Seitenflächen hinaufziehen und auf der Grenze des dunklen prominalen und hellen distalen Teiles stehen. Dieselbe Anordnung und Stellung zeigen die 2 × 8 Borsten der Tibia.

Die 2 × 4 Borsten des Tarsus ziehen sich am unteren Rande entlang, während beiderseits je eine am distalen Rande oberhalb des Prätarsus steht.

Das Abdomen. — Das Abdomen setzt sich zusammen aus neun Segmenten, die untereinander ziemlich gleichartig sind. Das 10. Segment ist in das Analrohr umgewandelt. Die ersten acht sind ungefähr gleich

lang und breit, haben beinahe quer rechteckige Form und abgerundete Vor- und Hinterecken. Die Tergite sind schwachgewölbte große Schilder, über die median eingelassen die Dorsalsutur verläuft. Diese fehlt auf dem 9. Tergit. Die Tergite sind ringsum deutlich gerandet. In den Hinterecken wird dieser Rand ein kurzes Stück abgesetzt (Abb. 28) und ist aboral leicht vorgezogen. Die Tergite tragen jederseits lateral eine Längsdelle. Sonst sind keinerlei Eindellungen auf den Tergiten zu bemerken. Die Tergite sind, mit Ausnahme einiger — je nach den Stadien —, glatt poliert und glänzend schwarz.

Das 9. Tergit ist beim I. Stadium leicht granuliert und trägt dorsal zwei schmale Pseudocerci, welche nicht ganz doppelt so lang sind wie das Tergit (Abb. 29 A).

Die Beborstung der Abdominaltergite besteht aus je einer Borste lateral in den Hinterecken. Die Borsten der Pseudocerci sind länger als die des III. Stadiums (Abb. 29 A, B, C).

Die Pleuropoden.

Am 1. Abdominalsegment des I. Larvenstadiums befindet sich jederseits zwischen Epimeron und Episternit das Pleuropod, ein in seiner Funktion noch nicht genau bekanntes Organ. Es wurde bisher von Verhoeff, v. Lengerken und Oertel bei den I. Larven von *Carabus*-Arten beobachtet und scheint bei allen *Carabi* vorzukommen.

Abb. 30 veranschaulicht die Lage des Pleuropods und Abb. 31 die Gestalt desselben. Das Organ gleicht dem von *Carabus granulatus*.

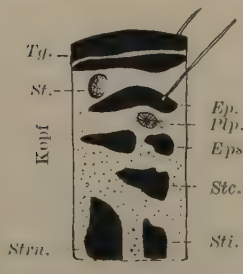


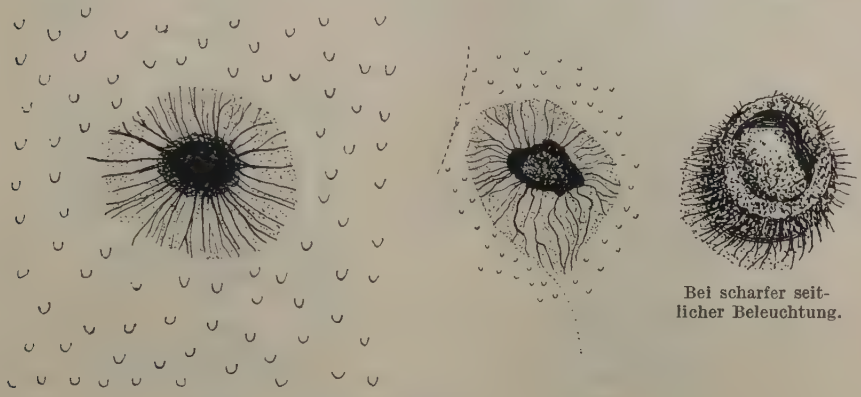
Abb. 30. I. Larve. 1. Abdominalsegment (lateral).
Tg. = Tergit. *St.* = Stigma. *Ep.* = Epimeron. *Plp.* = Pleuropod. *Stc.* = Sternellum externum. *Sti.* = Sternellum internum. *Strn.* = Sternum. *Epst.* = Episternit.

Das Organ zeigt keinerlei Chitinschüppchen, mit denen die angrenzende Pleuralhaut besetzt ist. Die Stelle, an der sich das Organ befindet, ist emporgewölbt, das Pleuropod selbst ist kraterförmig eingesenkt. Die Basis variiert etwas, ist von polygonaler, unregelmäßiger, auch fast runder Gestalt. Im Zentrum liegt eine rundliche, napfförmige Grube, die von einem schwächer pigmentierten Wall umgeben ist. Von diesem Wall aus laufen radial nach allen Seiten unregelmäßige Chitinstränge, die sich nach dem Rande zu verzweigen, hin und wieder auch Verschmelzungen eingehen. Die Funktion des Organes ist noch ungeklärt. Nach Ansicht von v. Lengerken „handelt es sich zweifellos um Drüsen, deren Tätigkeit offenbar bis zum Augenblick des Schlüpfens andauert und die dann reduziert werden".

Die Reduktion vollzieht sich langsam. Das Organ erhält sich im I. Stadium und verschwindet gewöhnlich im II. Stadium. Nur hin und

wieder zeigt eine leichte Erhebung mit chitinisierten Makeln auch im II. Stadium die Stelle, an der das Organ gesessen hat (Abb. 32).

Die Unterseite des Abdomens. — Die chitinisierten Skeletteile der Unterseite des Abdomens ergeben in ihrer Form und Anordnung ein



Bei scharfer seitlicher Beleuchtung.

Abb. 31. Pleuropod der I. Larve.

charakteristisches Artmerkmal und gutes Unterscheidungsmerkmal der drei Larvenstadien untereinander. So unterscheidet sich durch dieses Merkmal *Carabus cancellatus* deutlich von *granulatus* und *auratus*.

Ein Gegenstück zur Dorsalsutur, die vom 1. Thorakaltergit bis zum 8. Abdominaltergit scharf ausgeprägt ist, läßt sich auf der Ventralseite nicht erkennen.

Das 1. Abdominalsegment besitzt median stets ein zweiteiliges Sternum, auf das die kleineren, nahezu dreieckigen Sternella interna (v. Lengerken) folgen (Abb. 33 *Szi*). Sie liegen noch weiter auseinander als die Teile des Sternums, rücken aber auf den folgenden Segmenten, auf denen sie eine quer rechteckige Form annehmen, immer mehr zusammen und können auf dem 7. Segment verschmelzen. Die Sternella externa (*Ste*) stehen auf dem 1. Segment den Sternella interna näher als auf den folgenden Segmenten. Ihre Form ist auf allen Segmenten annähernd gleich, ihre Größe nimmt bis zum 7. Segment allmählich etwas ab. Die Episternite sind im 1. Segment zweiteilig, in allen folgenden bestehen sie aus einem Stück. Sie bestehen auf dem 1. Segment aus einem länglichen adoral zugespitzten Chitinstück und einem annähernd halb so großen abgerundeten Makel. Auf der Pleuralhaut zwischen Episternit und Epimeron liegen die für das I. Stadium charakteristischen Pleuropoden. Episternite und Epimerite liegen auf



Abb. 32. Rest des Pleuropods bei der II. Larve.

hügeligen Vorwölbungen der Körperhaut. Zwischen Epimerit und Tergit ist adoral beiderseits das Stigma des 1. Segmentes angebracht.

Auf dem 2. Abdominalsegment sind die Sternalhälften zu einer Platte verschmolzen, die aber hin und wieder mediane Einschnitte zeigt.

Die zwei Teile des Episternits sind zu einer Platte verschmolzen. Diese zeigt aber noch, wie auf den nächsten drei Segmenten, eine Ein-

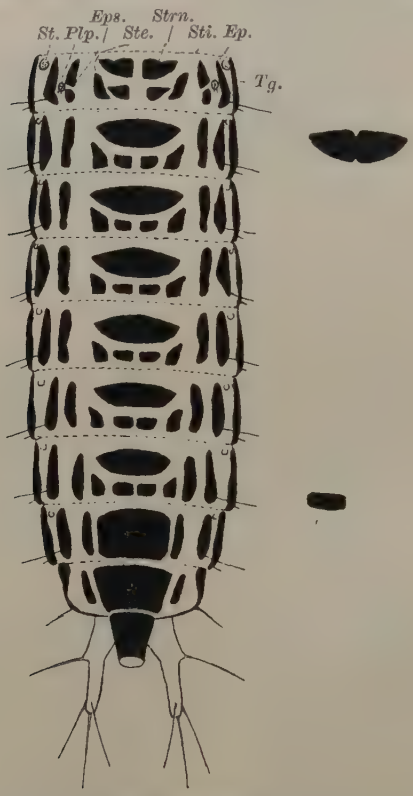


Abb. 33. Ventrale Skeletteile der I. Larve. *Strn.* = Sternum. *Ste.* = Sternellum externum. *Sti.* = Sternellum internum. *Eps.* = Episternit. *Ep.* = Epimerit. *Tg.* = Tergit. *St.* = Stigma. *Plp.* = Pleuropod.

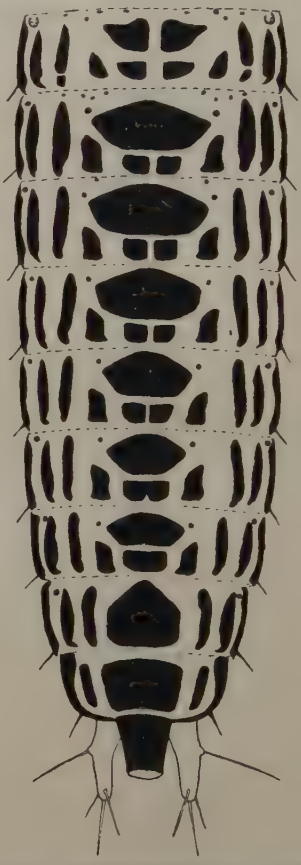


Abb. 34. Ventrale Skeletteile der II. Larve.

schnürung an der Verschmelzungsstelle. Auf dem 6.—8. Segment ist diese Einschnürung verschwunden. Die Epimerite zeigen, wie auch auf den folgenden Segmenten, dieselbe Form und Größe wie auf dem ersten. Die Stigmen des 2. Segmentes sind, wie die der folgenden, bedeutend kleiner als beim ersten Segment.

Das Sternum des 3. Segmentes ist das größte und wird vom 4.—7. kleiner.

Im 8. Segment sind Sternum, Sternella interna sowie Sternella ex-

terna zu einer großen quadratischen bis quer rechteckigen Platte verschmolzen, deren Ecken abgerundet sind, und deren Form in den einzelnen Stadien auffallend wechselt (Abb. 34, 35). Die Verschmelzungsnähte der einzelnen Stücke sind noch angedeutet. Auf dem 9. Segment verschmelzen mit der Platte auch die Episternite, so daß nur noch die etwas reduzierten Episternite übrig bleiben.

Das Analrohr (Abb. 36). — Das 10. Segment bildet das nahtlose Analrohr, das stark chitinisiert ist, und dessen Borsten auf eine Verschmelzung mehrerer Skelettstücke hinweist. Bei jungen Larven sind diese Stücke durch dunklere Chitinisierung angedeutet, die aber später in der Gesamtfärbung aufgeht. Es wird im Leben schräg nach hinten unten gehalten und dient bei der Bewegung der Larve als Drehpunkt und Nachschieber. Es ist mit der Ventralplatte des 9. Segmentes durch eine schmale Intersegmentalhaut verbunden und etwa so lang wie das 9. Segment. Es gleicht einem abgestumpften Kegel, dessen apikaler Rand mit der Darmwand verwachsen ist.

Die Darmwand bildet vier Analschläuche, die halb vorgestreckt an der Spitze aktinienartig eingestülpt sind. Sie schließen die Afteröffnung ein. Emden, v. Lengerken und Oertel geben für die Gattung *Carabus* nur zwei Analschläuche an. Schioedte fand für die Gattung *Elaphrus* deren vier, während sie bei *Amara* und *Dichirotrichus*[1]) fehlen.

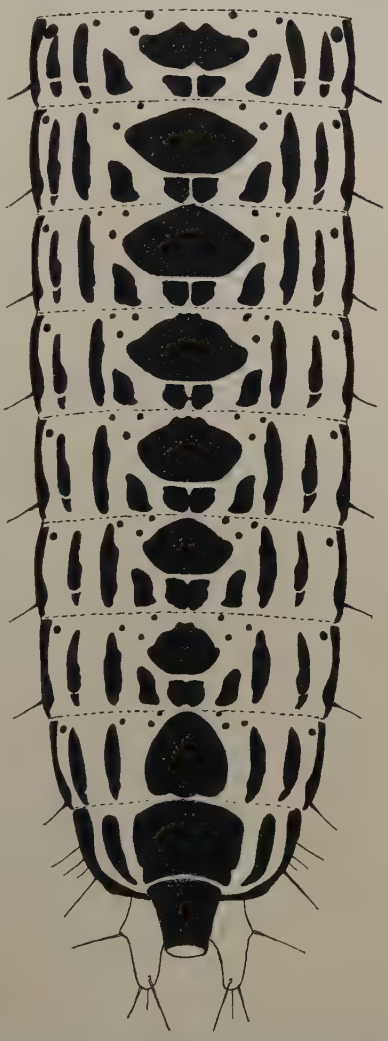


Abb. 35. Ventrale Skeletteile der III. Larve.

Ich fand jedoch bei meinen Larven von *Carabus cancellatus*, wie auch bei Larven von *Carabus auratus*, die mir von v. Lengerken zur Verfügung gestellt wurden, vier Analschläuche (Abb. 37), die stufen-

[1]) Siehe auch: Kemner, Beiträge zur Kenntnis einiger schwedischer Coleopterenlarven. Ark. f. Zool. Bd. 8, S. 35. 1913—14.

förmig hintereinander liegen. Die adoral gelegenen werden weiter hervorgestülpt, als die aboralen. Sie treten völlig ausgestülpt von der Seite gesehen über den Rand des Analrohres als helle Knoten hervor. Während nach KEMNER bei *Pterostichus* an ihnen Widerhaken auftreten, sind sie bei der Gattung *Carabus* glatt und unbewehrt. Besondere Muskeln ermöglichen ein vollständiges Einziehen in das Analrohr, so daß die Schläuche an der Darmwand entlang nach vorne gerichtet liegen. Die Ausstülpung erfolgt durch Blutdruck.

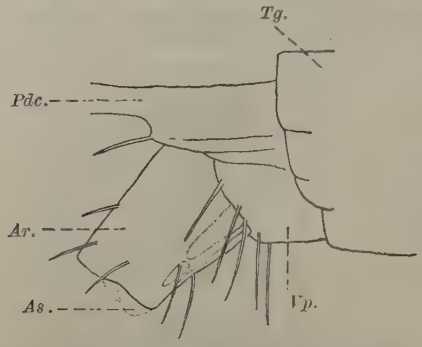


Abb. 36. I. Larve. Analrohr (lateral). *Tg.* = Tergit. *Pdc.* = Pseudocerus. *Ar.* = Analrohr. *As.* = Analschläuche. *Vp.* = Ventralplatte.

8. Das II. Larvenstadium (Abb. 12b).

Je nach Ernährung und Temperatur häutet sich das I. Stadium nach 6—19 Tagen in das II. Stadium. Die Larve wird vorher drehrund, nimmt 2—3 Tage vor der Häutung an Länge ab, frißt nicht mehr und wirft in einem dicht unter der Erdoberfläche verlaufenden Larvengang die erste Larvenhaut ab.

Die Ausfärbung betrug nach meinen Beobachtungen an freier Luft 3—4 Stunden, in der Erde mag sie länger dauern und 10—14 Stunden, wie für andere Arten angegeben wird, betragen. Die Larve verfärbt sich glänzend schwarz und weicht somit vom II. Stadium von *Carabus*

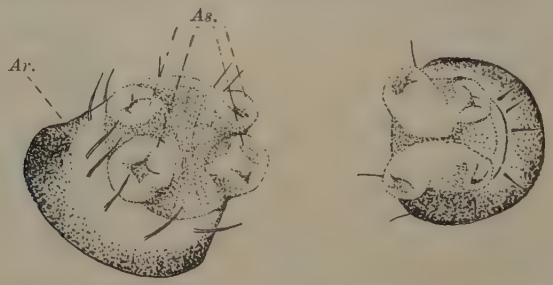


Abb. 37. I. Larve. Aufsicht auf das Analrohr. *Ar.* = Analrohr. *As.* = Analschläuche.

auratus ab, dessen lederbraune Färbung sich vom Schwarz des I. Stadiums unterscheidet.

An Längen des II. Stadiums wurden gemessen

20—25 mm 2—4 Tage vor der Häutung,

16—18 mm nach der 1. Häutung bei 2,5—2,8 mm Breite.

Die Dauer des II. Stadiums beträgt 5—16 Tage, ist also ungefähr ebenso lang wie die des I. Stadiums.

Die II. Larve erscheint breiter als die I. Larve. Der Kopf ist deutlich schmaler als das 1. Thorakaltergit, auch seine Oberfläche kleiner als die des 1. Thorakaltergites. Betrug das Verhältnis von Breite zu Länge beim Clypeofrons des I. Stadiums 8,5 : 10, so ist es beim II. Stadium 10 : 11. Der Clypeofrons ist also im Verhältnis zur Länge breiter geworden (Abb. 18). Die Zähne des Clypeus sind stärker, besonders aber die beiden äußeren treten stärker hervor. Die Eisprenger fehlen. Die Mandibeln sind gedrungener und kräftiger. Die Antennen und übrigen Mundwerkzeuge entsprechen der Form des I. Stadiums. Die Beine erscheinen breiter und etwas kürzer als im I. Stadium.

Das 1. Thorakalsegment verjüngt sich zum Kopfe und ist an der Basis am breitesten. Es ist so breit wie das 2. Tergit, aber wie dieses schmaler als das 3., das seinerseits am breitesten ist. Es ist länger als das 2. und 3., die mehr quer trapezförmig geformt sind.

Die Abdominaltergite zeigen dieselben Längen- und Breitenverhältnisse wie bei der I. Larve. Sie weisen auch dieselben Eindellungen auf. Die Granulierung des 9. Segmentes hat auf das 8. Segment übergegriffen.

Die Pseudocerci sind kürzer gedrungener (Abb. 29 B), etwa $1^1/_2$mal so lang wie das 9. Tergit und stärker granuliert. Die Länge der Borsten hat im Verhältnis zur Länge der Pseudocerci abgenommen. Die drei Borsten an der Spitze der Pseudocerci und die Borste am lateralen Dorn sind ungefähr um die Hälfte verkürzt, die Borste auf der Hinterecke des 9. Tergits, ebenso die Borste auf dem dorsal gelegenen Dorn nahe der Basis des Pseudocercus zeigen die gleiche Länge wie vorher.

Die chitinisierten Skeletteile der Unterseite des Abdomens sind vergrößert (Abb. 34).

Das Sternum des 1. Segmentes besteht, wie auch beim I. Stadium, aus zwei Platten, die allerdings hin und wieder auch verschmelzen können. Das Sternum des 3. Segmentes ist wiederum am größten, die folgenden nehmen an Breite ab.

Die Sternella interna stehen bereits auf dem 1. Segment einander näher als beim I. Stadium und rücken dann, etwa bis zum 5., eng aneinander, um sich dann im 6. und 7. zu vereinigen. Sie sind untereinander in der Form und Größe gleich, bis auf die des 1. Segmentes, und von fast quadratischer Form.

Die Sternella interna des 1. Segmentes sind nahezu dreieckig und breiter als die folgenden.

Die Sternella externa haben eine ausgeprägtere, schwer zu beschreibende Form. Auch hier unterscheiden sich die Sternella externa des 1. Segmentes von denen der übrigen durch ihre Form und durch geringere Größe.

Auffallend ist das Auftreten runder chitinisierter sekundärer Makeln bereits im II. Larvenstadium. So treten auf dem I. Segment jederseits

der Medianlinie in Vierzahl, auf dem 2. Segment zu fünf auf, von denen zwei größere jederseits oberhalb der lateralen Spitzen des Sternum stehen. Diese bleiben vom 3.—7. Segment bestehen und tragen eine kurze Borste.

Die Platte des 8. Segmentes hat die Form eines Fünfecks mit drei rechten Winkeln, und zwar zwei an der Basis, einer adoral der Basis gegenüber. Die Ecken sind gerundet.

Die Ventralplatte des 9. Segmentes entspricht der des I. Stadiums.

Die Pleuropoden fehlen dem II. Larvenstadium oder zeigen wenigstens nicht mehr die strahlenförmigen dunklen Stränge.

9. Das III. Larvenstadium (Abb. 12c).

Nach 5—16 Tagen häutet sich das II. Larvenstadium in das III. um. Eine II. Larve, deren Häutung ich beobachtete, verfärbte sich an der der Luft liegend bei hoher Temperatur in 3 Stunden. Der Regel nach mag die Ausfärbung längere Zeit in Anspruch nehmen.

An Längen wurden gemessen:

kurz nach der Häutung 21 mm, bei 3,5 mm Breite, und 25 mm;

2—4 Tage vor dem Verpuppen 28—31 mm, bei 4,2 mm Breite.

Die Larve ist, ihrer Größe entsprechend, kräftiger und robuster. Die Farbe ist, wie die der vorigen Stadien, tief schwarz und glänzend. Die Seitenränder verlaufen, wie vorher, annähernd parallel.

Der Kopf ist noch erheblich kleiner geworden als der Prothorax. Dieser verjüngt sich adoral stark und ist in der Basis schmaler als die beiden folgenden Thorakaltergite. Diese sind von quer trapezförmiger Gestalt. Die Thorakaltergite sind länger und breiter als die Abdominaltergite.

Die Seiten der Abdominaltergite sind nach hinten kaum vorgezogen, am deutlichsten noch, wie auch Verhoeff angibt, am 5.—8. Tergit. Die etwas vorgezogenen Ecken nehmen nur jederseits ein Drittel der Tergithälfte ein. Die Hinterecken des 9. Tergits treten nicht vor, sondern der Hinterrand verläuft gerade oder im flachen Bogen. (Die Abbildung Schiedtes der Larven von *Carabus cancellatus* auf Taf. XVII, 9 entspricht nicht der Wirklichkeit, weil die Hinterecken aller Abdominaltergite zu stark nach hinten vorgezogen sind.) Die Abdominaltergite zeigen außerdem die lateralen Eindellungen der vorigen Stadien und außerdem das 1.—8. Tergit im adoralen Viertel zwischen Dorsalsutur und lateraler Eindellung, dieser genähert, eine flache, längliche Grube. Das 9. Segment ist verhältnismäßig klein.

Die Pseudocerci sind gedrungen und derartig verkleinert, daß sie nur noch ebenso lang sind wie das 9. Tergit. Ihre Beborstung ist ebenso lang wie beim II. Stadium und erscheint, weil der Larvenkörper dagegen an Länge zugenommen hat, kürzer. Die Granulierung ist dicht und grob

und greift auf das 7. und 8. Segment über, ist aber auch auf dem 5. und 6. Segment angedeutet.

Die chitinisierten Ektoskeletteile der Ventralseite (Abb. 35) haben sich verändert, wenn auch nicht so stark, wie es v. Lengerken für *Carabus auratus* fand. Sie sind größer geworden und näher aneinandergerückt.

Das Sternum des 1. Segmentes besteht nunmehr aus einer Platte, die aber in ihrer Form noch die Verschmelzung aus zwei Hälften andeutet. Es ist kleiner als das Sternum des folgenden Segmentes. Das Sternum des 3. Segmentes ist wiederum am größten, von da ab nehmen die Sterna bis zum 7. Segment rasch an Größe ab. Der adorale Bogenrand der Sterna zeigt median hin und wieder einen Aufsatz von zwei oder drei kleinen Bogen, die aber auch fehlen können. Ihr aboraler Rand ist, bis auf den des 1. Segmentes, gerade abgeschnitten.

Die Sternella interna zeigen geprägtere Form. Sie stehen schon im 1. Segment genähert, rücken auf den folgenden dann näher aneinander und verschmelzen allmählich vom 4. Segment an und bilden eine Platte, in die am aboralen Rand ein spitzer Zipfel eingreift, der allmählich kürzer und breiter wird.

Die Episternite des 1. Segmentes sind zweiteilig, wie bei den anderen Stadien. Die Epimerite der Segmente 1—7 sind ebenfalls zweiteilig.

Die Skeletteile des 8. Segmentes sind zu einer abgerundeten, fast herzförmigen Platte verschmolzen. Die des 9. Segmentes bilden eine quer rechteckige Platte.

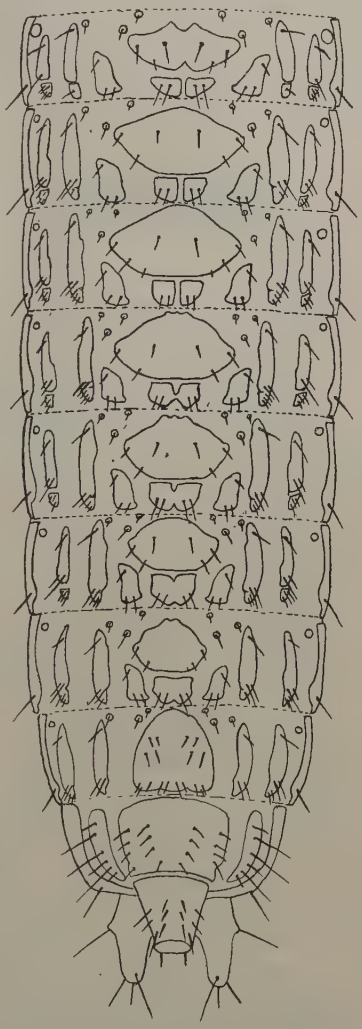


Abb. 38. Beborstung der ventralen Skeletteile der III. Larve.

Die sekundären Makel sind vermehrt und treten meist zu sechs an Zahl auf den Segmenten auf. Sie tragen alle eine kurze Borste.

Die Beborstung der ventralen Skeletteile (Abb. 38) ist für die drei Stadien konstant. Da die Borsten an Länge gleich bleiben, so nimmt

das Verhältnis ihrer Länge zur Größe der Skeletteile mit dem II. und III. Stadium ab (Abb. 39). Die Zahl und Anordnung der Beborstung bildet ein wertvolles systematisches Merkmal, da die bisher untersuchten Arten jedesmal ein anderes Bild ergeben. Abb. 38 zeigt die Anordnung der Borsten bei der III. Larve von *Carabus cancellatus*.

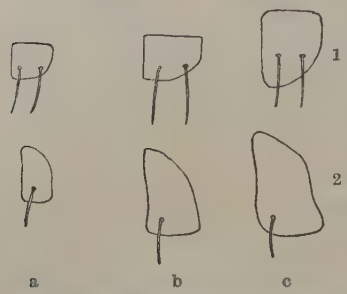


Abb. 39. Die Größenverhältnisse der Borsten zur Fläche der Sternella interna (1) und externa (2). a Erstes, b zweites, c drittes Larvenstadium.

Der Kopf. — Der Bedeutung wegen, die die Mundwerkzeuge für die Systematik der *Carabus*-Larven haben, ist es notwendig, nähere Einzelheiten über den Kopf und seine Anhänge nachzuholen.

Die Mundwerkzeuge sind beim III. Stadium kräftiger gebaut und stärker chitinisiert als vorher. Sie müssen ja auch größeren Anforderungen entsprechen.

Die Mandibeln sind breiter und kräftiger geworden, das Retinaculum breiter und stumpfer. Die Maxillen, Labialpalpen und Antennen zeigen dagegen keine nennenswerten Unterschiede von den vorigen Stadien.

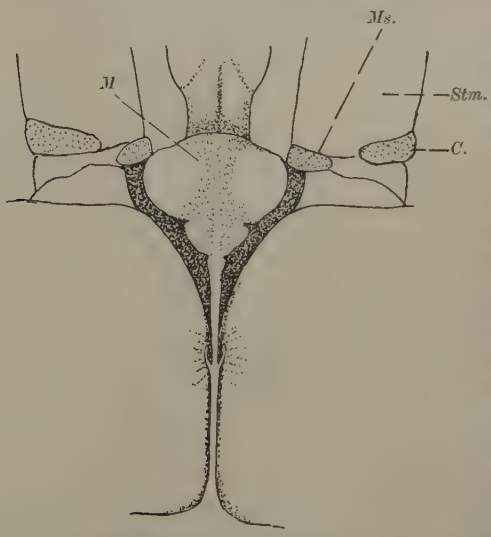


Abb. 40. Gularnaht des Craniums. III. Larve. *C.* = Cardo. *M.* = Mentum. *Stm.* = Stipes maxillaris. *Ms.* = Maxillarschicht.

Der Clypeofrons ist noch breiter geworden, das Verhältnis von Breite : Länge beträgt 12,2 : 12,5. Der Winkel, den die Anguli mit dem vorspringenden Clypeus bilden, nähert sich einem rechten. Die beiden seitlichen Zähne des Clypeus sind kräftiger geworden, erreichen die Länge des Mittelzahnes und ragen mit ihm über die Anguli hinaus.

Auf der Ventralseite des Kopfes zeigt sich, daß die Gularnaht (Abb. 40) das Cranium in zwei symmetrische Hälften teilt. Etwa in der Mitte zeigt die Gularnaht eine W-förmige Ausgestaltung. Sie bildet zwei blinde Seitenäste, die schwach einwärts gebogen durch zwei Chitinzipfel von der Gularnaht getrennt sind. Die Stelle ist stark chitinisiert. Auch treten an dieser Stelle strahlenförmige Runzeln auf, die

das Erkennen der Einzelheiten erschweren. Die Naht verläuft in einer Vertiefung des Craniums und ist auch noch ein Stück auf dem Mentum zu verfolgen. Sie zeigt parallele Ränder, die sich an der aboralen Basis ein kurzes Stück erweitern, ohne eine Ausbuchtung zu zeigen, wie bei *granulatus*. Das „blasenförmig" vorgewölbte Mentum ist schwach pigmentiert, das Labium fehlt. Um das Mentum läuft eine stark pigmentierte Zone, die, wie Oertel an Exuvien von *Carabus granulatus* feststellte, nahtlos in die Kranialhälften übergeht. Ein Hypostoma, dessen Fehlen für *Carabus auratus* und *granulatus* festgestellt wurde, ist auch bei *cancellatus* nicht vorhanden. Der Maxillarsklerit ist sichtbar, doch ist er zum Teil unter dem adoralen Teil der Cranialhälfte verborgen.

Die Extremitäten. — Die Extremitäten wurden eingehend bei der Schilderung der I. Larve beschrieben. Da sie bei allen Stadien relativ gleich sind, so erübrigt sich ein näheres Eingehen auf die Verhältnisse beim III. Stadium. Sie erscheinen hier im Verhältnis zum Körper am kürzesten. Auch hier ist das 1. Beinpaar das kleinste, das 3. Beinpaar das größte. Form und Beborstung der einzelnen Teile sind die gleichen wie beim I. Stadium.

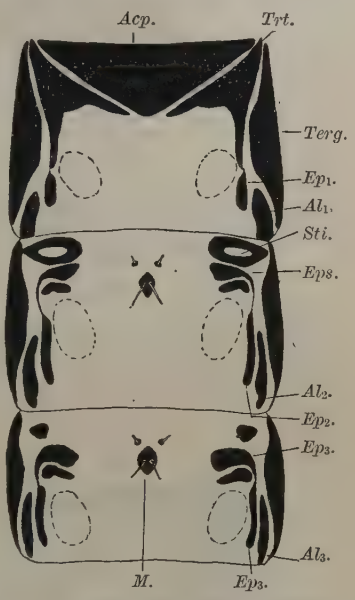


Abb. 41. III. Larve. Die medianen ventralen Ektoskeletteile des Thorax.
Acp. = Acroprosternit. *Eps.* = Episternum. *Trt.* = Trochantinus. *Ep.* 1, 2, 3 = Epimeron. *Al.* 1, 2, 3 = Skeletteil, der den Flügelanlagen entspricht. *Sti.* = Stigma. *Terg.* = Tergit.

Die Unterschiede gegenüber *Carabus auratus* sind die, daß die Beborstung der Tibia am distalen Rande nicht von ihm abgerückt steht, und die längere Borste auf dem oberen Rande der Tibia fehlt, dagegen verkleinert auf dem oberen Rande das Femur auftritt. Gegenüber *Carabus granulatus* besteht der Unterschied, daß die Beborstung der einzelnen Stadien unter sich gleicht, also auch der Tarsus des 1. Beinpaares beim I. Stadium Bewehrung trägt.

Ob diese geringfügigen Unterschiede ein systematisches Artmerkmal darstellen, lasse ich wie auch Oertel dahingestellt.

Das ventrale Skelett des Thorax. — Abb. 41 zeigt die ventralen Skeletteile der Thorakalsegmente des III. Larvenstadiums.

Den adoralen Teil des 1. Segmentes nimmt eine dreieckige stark chitinisierte Platte ein, die ich mit v. Lengerken als Acro- und Prosternit bezeichne. Die beiden anliegenden aboral zweizipfeligen Platten

sind die Trochantini der Extremitäten. Auf der Medianlinie des 1. Thorakalsegmentes fehlen selbst schwach chitinisierte Makel, im 2. und 3. Segment dagegen liegen median je drei stark chitinisierte Makel, die mit Dornen besetzt sind. Die drei Makel des Metathorax können auch zu einem einzigen Makel verschmelzen. Die Form der auf der Medianlinie gelegenen größeren Makel des Meso- und Metathorax ist charakteristisch

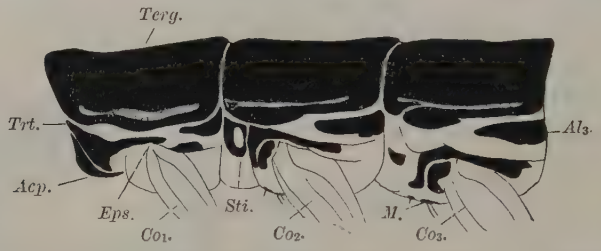


Abb. 42. III. Larve. Thorax von der Seite gesehen. *Terg.* = Tergit. *Ep.* = Epimeron. *Trt.* = Trochantinus. *Sti.* = Stigma. *Acp.* = Acroprosternit. *M.* = medianer Makel. *Co.* = Coxa. *Eps.* = Episternum. *Al.* = Skeletteil, der Flügelanlage entsprechend.

und unterscheidet sich von denen bei *Carabus auratus* und *granulatus*. Regelmäßig auftretende kleinere Flecken fehlen auf allen Segmenten. Das Epimeron des 1. Thorakalsegmentes ist meistens vom Trochantinus getrennt, beim 2. und 3. Segment sind Episternum und Epimeron verschmolzen. Die Trochantini des 2. und 3. Segmentes liegen isoliert.

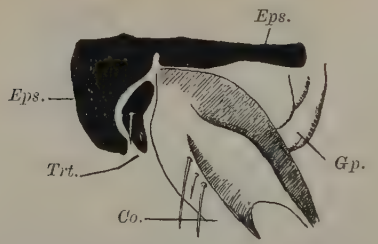


Abb. 43. III. Larve. Das basale Stützskelett einer Mesothorakalextremität. *Eps.* = Episternum. *Co.* = Coxa. *Trt.* = Trochantinus. *Gp.* = Gelenkpolster.



Abb. 44. III. Larve. Zweites ventrales Abdominalsegment.

Das Stigmenpaar des Thorax liegt im Mesothorax. Das Stigma befindet sich im adoralen Teil und ist ringsum von dunklerem Chitin umgeben. Im 3. Thorakalsegment liegt an Stelle des Stigmas ein chitinisierter Makel.

Die nach Berlese den Flügelanlagen entsprechenden Skeletteile (Abb. 42) sind vorhanden und zeigen dreieckige Form.

Die Intersegmentalhaut. — Nach reichlicher Nahrungsaufnahme der Larven kann man beobachten, daß sich die an den Rändern ineinandergeschachtelten Segmente tubusartig auseinandergezogen haben, so daß

eine gelblichweiße Intersegmentalhaut zwischen den Skeletteilen zutage tritt.

Die ventralen Skeletteile sitzen auf hügelartigen Anschwellungen, die durch Furchen scharf und symmetrisch gegeneinander abgegrenzt sind (Abb. 44). Werden die zwischen den Skeletteilen liegenden Häute gespannt, so flachen die Hügel ab, und die vorher platte Larve hat eine drehrunde Form bekommen.

Die gelblichweiße Farbe der Intersegmentalhäute rührt von kleinen Chitinschüppchen her, die über die ganze Haut verteilt sind. Auch die Haut zwischen den ventralen Skeletteilen zeigt eine feine Warzenstruktur, die nur gewöhnlich beim I. Stadium in nächster Nähe des Pleuralorgans fehlt. In der Intersegmentalhaut liegen die Stigmen. Das Stigma des 1. Abdominalsegmentes zeichnet sich durch besondere Größe aus. Die übrigen Stigmen des 2.—8. Segmentes sind kleiner, unter sich gleich groß und kreisrund. Am 9. Abdominalsegment fehlen die Stigmen. Das Stigmenpaar des Mesothorax hat ungefähr die gleiche Größe wie das des 1. Abdominalsegmentes. Es ist von ovaler Form, während die Abdominalstigmen kreisrund sind.

10. Die Unterschiede der 3 Larvenstadien.

Zur Bestimmung der drei Larvenstadien von *Carabus cancellatus* Illig. diene folgende Übersicht:

I. Larve (Abb. 45a).

1. Die Larve ist glänzend schwarz.
2. Sie besitzt am hinteren Rande des Clypeofrons zwei Eisprenger.
3. Die rudimentären Pleuropoden erscheinen als dunkle Krater mit strahligen Chitinleisten.
4. Der Kopf ist in der Fläche fast ebenso groß wie das Pronotum.
5. Das Pronotum ist nahezu quadratisch, quer rechteckig, Meso- und Metathorax sind quer trapezförmig.
6. Das Verhältnis von Kopf + Thorax : Abdomen 1 : 1,1—1,4.
7. Die Mandibeln sind schlank und spitz, auch das Retinaculum hat eine oder zwei scharfe Spitzen.
8. Die beiden seitlichen Zähne des Clypeus sind klein und bleiben hinter dem Mittelzahn weit zurück.
9. Der Clypeofrons ist auffallend länger als breit (1,2 : 1).
10. Die schmalen Pseudocerci sind ungefähr zweimal so lang wie das 9. Tergit. Ihre Beborstung ist verhältnismäßig lang.
11. Die Granulierung der Pseudocerci ist schwach, außerdem nur noch auf dem 9. Segment vorhanden.
12. Die Beborstung der ventralen Skeletteile ist im Verhältnis zur Fläche sehr lang.

II. Larve (Abb. 45b).

1. Die Larve ist glänzend schwarz.
2. Die Eisprenger fehlen.
3. Die Pleuropoden fehlen oder sind nur zuweilen angedeutet, die strahligen Chitinleisten fehlen.
4. Die Oberfläche des Kopfes ist kleiner als die des Pronotums.
5. Das Pronotum ist quer rechteckig, adoral sich verjüngend mit abgerundeten Vorderecken. Meso- und Metathorax sind quer trapezförmig.



Abb. 45.

6. Das Verhältnis von Kopf + Thorax : Abdomen beträgt 1 : 1,5—1,7.
7. Die Mandibeln sind stumpfer und stärker pigmentiert, desgleichen das Retinaculum.
8. Die beiden seitlichen Zähne des Clypeus sind gewachsen, erreichen aber noch nicht die Länge des Mittelzahnes.
9. Das Verhältnis von Länge zu Breite des Clypeofrons beträgt 1,1 : 1.
10. Die kräftigeren Pseudocerci sind $1\,^1/_2$mal so lang wie das 9. Tergit. Ihre Beborstung ist kürzer.
11. Die Granulierung der Pseudocerci und des 9. Segmentes ist stärker und greift auf das 8. Segment über.
12. Die Beborstung der Ventralskelette erscheint kürzer.

III. Larve (Abb. 45c).

1. Die Larve ist glänzend schwarz.
2. Die Eisprenger fehlen.
3. Die Pleuropoden fehlen.
4. Die Oberfläche des Kopfes ist auffallend kleiner als die des Pronotums.
5. Das Pronotum ist quer trapezförmig mit weit gerundeten Vorderecken. Meso- und Metathorax sind quer trapezförmig.
6. Das Verhältnis von Kopf + Thorax : Abdomen beträgt 1 : 1,7—2.
7. Die Mandibeln sind noch derber und stärker pigmentiert, die Spitze, auch das Retinaculum, sind stumpfer.
8. Die beiden seitlichen Zähne des Clypeus haben die Länge des Mittelzahnes erreicht.
9. Das Verhältnis von Länge zu Breite des Clypeofrons beträgt 1 : 1.
10. Die derben Pseudocerci erreichen die Länge des 9. Tergiten, die Beborstung erscheint kürzer als beim II. Stadium.
11. Die Granulierung der Pseudocerci ist grob und dicht, auch das 5.—7. Segment zeigt Granulierung.
12. Die Beborstung der Ventralskelette erscheint noch kürzer als in den anderen Stadien.

11. Die Puppe (Abb. 46—48).

Die Puppe von *Carabus cancellatus* Illig. ist bis jetzt weder abgebildet noch genauer beschrieben worden.

Nach 11—14 Tagen verschwindet das III. Larvenstadium in der Erde und baut in 2—5 Tagen die Puppenwiege. Die Larve wird drehrund und verkürzt sich. Sie festigt die Wände durch rollende Bewegungen des Abdomens, dreht sich dabei auch um ihre Längachse, indem sie sich bei eingebogenem Abdomen auf Kopf und Pseudocerci stützt. Ein abgesondertes Sekret bindet die Erde und verhütet das Einstürzen. Dann erfolgt das Abwerfen der Larvenhaut. Die Puppe liegt in der Wiege immer auf der Dorsalseite und ruht auf Haarbüschelreihen der ersten fünf Abdominalsegmente, die vom Körper abstehend diesen vor Feuchtigkeit schützen. *Ihr entströmt ein kräftiger Wehrduft, den ich nur noch an den überwinternden Imagines wahrnahm.* An einer Puppe fand ich reichlich Staubläuse (*Troctes*). Die Puppenruhe dauerte 13 Tage. Dann schlüpfte der fast völlig weiße Jungkäfer, dessen Augen, Tarsen, Mandibeln und Antennen sich bereits während des Schlüpfens ausfärbten. Die weitere Verfärbung erfolgte in der Puppenwiege.

Die Länge der Puppe beträgt etwa 16 mm, an der breitesten Stelle, am ersten Abdominalsegment, 6,5 mm. Die Puppe ist von länglicher, nahezu elliptischer Gestalt und dorsoventral abgeplattet. Lateral ge-

sehen sind die letzten vier Abdominalsegmente und der Thorax angehoben. Der Kopf ist ventral auf das 1. Thorakalsegment gedrückt und ist in der ventralen Ansicht voll zu sehen. Dorsal ist vom 1. Thorakalsegment nur noch ein Teil sichtbar.

Die Augen treten deutlich hervor und sind von rotbrauner Farbe. Die Antennen und Mundwerkzeuge liegen frei. Der Thorax ist länger als breit und alle drei Segmente sind durch deutliche Nähte voneinander getrennt. Die Flügelscheiden liegen dem Körper an und erreichen das 3. Abdominalsegment. Die Scheiden der Elytren und der Alae haben fast dieselbe Länge. Die Zahl der Abdominalsegmente beträgt 9. In der dorsalen Ansicht ragen die Seitenteile des Körpers unter den dorsalen Teilen hervor, so daß man deutlich Stigmen und Haarbüschel erkennt. Die Seitenränder des 2.—6. Abdominalsegmentes bilden einen Wulst, der ventral und dorsal durch eine Eindellung begrenzt ist. Sie tragen jederseits bis auf das 6. Segment ein Büschel rotbrauner Haare. Das 9. Segment trägt dorsal das Analrohr und als Analanhänge die äußeren Geschlechtsorgane. Rudimentäre Pseudocerci,

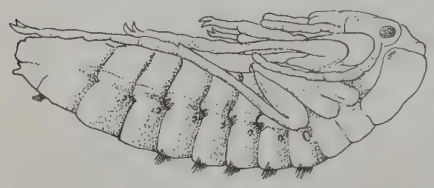


Abb. 46. Puppe von *Carabus cancellatus* ILLIG., von der Seite gesehen.

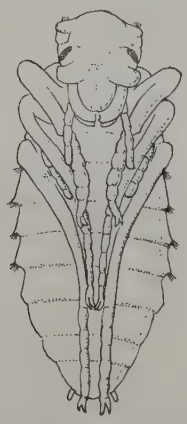


Abb. 47. ♂ Puppe von *Carabus cancellatus* ILLIG., ventral gesehen.



Abb. 48. Puppe von *Carabus cancellatus* ILLIG., dorsal gesehen.



Abb. 48a. Schnitt durch das 2. Abdominalsegment der Puppe von *Carabus cancellatus* ILLIG.

wie sie OERTEL im ventralen hinteren Drittel des 9. Segmentes bei *granulatus* fand, konnte ich bei der Puppe von *cancellatus* nicht feststellen.

Das 1.—5. Abdominalsegment und das 8. tragen dorsal eine median ein kurzes Stück unterbrochene Reihe rotbrauner Haare, die $^2/_3$ der Segmentbreite einnehmen. Auch der Metathorax trägt jederseits der Medianlinie ein Büschel Haare, der Prothorax jederseits auf den Vorderecken.

Die neun Paar Stigmen sind rotbraun gefärbt, zeigen die Lage und Größenverhältnisse wie bei der Larve, sind jedoch größer. Sie sind von elliptischer Gestalt. Die 7 (2.—8. Abdominalsegment) Abdominalstigmen sind untereinander gleichgroß, das Stigma des 1. Segmentes ist größer, das des Metathorax am größten. Die Beine liegen frei, werden aber teilweise von den Flügelscheiden eingeschlossen. Am ersten Extremitätenpaar zeigt sich bereits durch die verschiedene Ausbildung der Tarsalglieder das künftige Geschlecht der Imago.

Die Puppe von *Carabus cancellatus* ist weiß mit kremefarbiger Tönung. Die Augen sind kastanienbraun, ebenfalls die Stigmen. Später zeigen die Mandibelspitzen eine Pigmentierung und die Augen werden dunkler. Allmählich zeigt sich an der Puppe ein rötlicher Schimmer und die Tibien und die Tarsen werden dunkel.

Es dauert also:

Eientwicklung	6—16 Tage
I. Larve	6—19 „
II. „	5—16 „
III. „	11—14 „
Larve in der Wiege	2— 5 „
Puppenruhe	13 „
	43—83 Tage

12. Die Artcharaktere der Larve von Carabus cancellatus.

Um noch einmal die Artcharaktere der Larve von *Carabus cancellatus* hervorzuheben, sind diese ihrer Wichtigkeit nach geordnet hier angegeben. Ich folge hierin Oertel, um eine spätere Zusammenstellung der Arbeiten zu Bestimmungstabellen zu erleichtern.

1. Die Form des Clypeofrons und Form und Lage der Zähne des Clypeus (Abb. 17, 18, 19).
2. Die Form der ventralen Skeletteile (Abb. 33, 34, 35).
3. Die ventrale Beborstung (Abb. 38).
4. Die Endglieder der Labialpalpen (Abb. 26).
5. Die Stellung und Lage der Vorspitzen zu den Endspitzen der Pseudocerci (Abb. 29).
6. Die Gestaltung der Maxillen und Mandibeln (Abb. 22, 23, 25).
7. Die Ausbildung der Tergiten (Abb. 28).

Literatur.

1. **v. Emden, Fritz:** Versuch einer Aufstellung von Gattungsbestimmungstabellen der Carabidenlarven. Suppl. Entomol., Dtsch. entomol. Mus. Nr. 8. Juli 1919. — Ders.: Über Leben, Fang und Konservierung der Carabidenlarven, in: Entomolog. Jahrb. 1921. — Ders.: Zur Kenntnis der Eizähne der Arthropoden, insbesondere der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 126. 1925. — 2. **Heymons, R.:** Zur Kenntnis der Schalensprenger bei den Insekten. Verhandl.

d. III. internat. Entomologenkongresses. Zürich 1925. — Ders.: Über Eischalensprenger und den Vorgang des Schlüpfens aus der Eischale bei den Insekten. Biol. Zentralbl. **46.** 1926. — 3. **Kemner:** Beiträge zur Kenntnis einiger schwedischer Coleopterenlarven. II. Das Analsegment und die Rektalschläuche einiger Carabidenlarven. Ark. Zool. **8,** 35. 1913—1914. — 4. **von Lengerken, H.:** *Carabus auratus* L. und seine Larve. Zeitschr. f. angew. Entomol. 28. Vers., 89. 1923. — 4. **Oertel, R.:** Biologische Studien über *Carabus granulatus* L. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. **48,** 299. 1924. — Bei Oertel findet sich ein eingehendes Literaturverzeichnis über das in Rede stehende Thema. — 6. **Schioedte:** De Metamorphosi Eleutheratorum Observationes. Carabidae. Naturhist. Tidssk., Kopenhagen 1861—1872. **1,** 211, Tab. 17, Fig. 9—12. — 7. **Verhoeff, H. W.:** Zur Systematik der *Carabus*-Larven. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. **13.** 1917. — Ders.: Über vergleichende Morphologie der Mundwerkzeuge der Coleopteren-Larven und -Imagines. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. **44.** — Ders.: Zur Kenntnis der *Carabus*-Larven. Biol. Zentralbl. **37,** Nr. 1. 20. Jan. 1917.

MICRODIXA NOV. GEN. DER DIXIDAE UND IHRE VERWANDLUNG.

Von

G. W. Müller
in Greifswald.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. Dezember 1926.)

Im April 1913 fand ich bei Locarno im Wald über Losone unter einem überhängenden Stein ein Polster eines sehr zarten Mooses, das durch herabtropfendes Wasser feucht gehalten wurde. Auf diesem Moos lebte in geringer Zahl eine winzige Fliegenlarve, die durch ihr sonderbares Aussehen meine Aufmerksamkeit erregte. Es ist die kleinste, aber auch die zierlichste Fliegenlarve, die mir bekannt geworden ist. Ich beschreibe im folgenden die Form als

Microdixa nov. gen. *scutigera* nov. spez. Das Tierchen ist (reif) ungefähr 1,5 mm lang bei einer Breite von 0,7 mm (mit Borstenbesatz), ist also sehr breit, ferner stark abgeflacht; es kriecht auf breiter Kriechsohle. Der Kopf ist breit, stark niedergedrückt, etwa viereckig; auffällig sind die umfangreichen Antennen mit ihrer langen, schwach S-förmig gebogenen Endborste. Die Mundwerkzeuge sind wohl entwickelt, stark behaart; in ihren feineren Bau einzudringen ist mir nicht gelungen.

Der Rücken des Tierchens ist bedeckt mit dunkeln Schildern, welche annähernd die ganze Breite des Rückens einnehmen. Es finden sich neun solche Schilder, von denen das erste aus zwei Stücken besteht, die durch eine mittlere, nach vor sich erweiternde Naht getrennt sind. Am Hinter- und Seitenrand der 2. bis 9. Platte entspringt eine dichte Reihe von derben, braunen Fortsätzen, die etwa $^1/_4$ so lang als die Rückenplatte breit. Die Fortsätze sind am Ende kurz zweiteilig T-förmig gespalten (Abb. 5, S. 538). Die Äste benachbarter Fortsätze legen sich derart aneinander, daß sie eine Gerade oder eine schwach gebogene Wellenlinie bilden. Bei der ersten Platte finden sich solche Fortsätze auch am Vorderrand mit Ausnahme des mittleren Ausschnittes, an dessen Grenze die derben Fortsätze in typische lange Borsten übergehen. Diese Platten mit ihren Fortsätzen verleihen dem Tierchen sein überaus charakteristisches Aussehen. Ventral von diesen Fortsätzen, ebenfalls am Rande des Schildes, findet sich eine dichte Reihe sehr feiner

Borsten (schwer aufzufinden). Das Schild erscheint mäßig dicht dunkel punktiert, die Punkte sind kurze, dicke Borsten; sie fehlen in einer ziemlich breiten Zone des Hinterrandes und der Seitenränder. Nahe dem Hinterrande finden sich zehn helle Punkte (Borstenkanäle) in regelmäßiger Anordnung.

Auf den 9. Ring folgen zwei dreieckige Platten (Abb. 4, S. 538), die zwischen sich etwa $^1/_4$ vom Hinterrand der 9. Platte frei lassen. Die hintere, mediale Seite des Dreiecks trägt ähnliche Chitinstifte wie die eben beschriebenen Schilder; am Außenrand finden wir eine dichte Reihe langer, nach hinten gebogener Borsten An der Spitze des Dreiecks steht ein kleiner, borstentragender Zipfel. Ferner trägt sie in der Nachbarschaft des Zipfels, schräg vor ihm, das Stigma, das sich als umfangreiche Warze erhebt. Es besteht aus einem dunklen, mittleren Fleck, umgeben von einem hellen Hof mit radiärer Streifung, der wieder von einem dunklen Kreis umschlossen ist. Den hinteren Abschluß des Körpers bildet eine Platte, die sich keilförmig zwischen die beiden eben erwähnten Dreiecke schiebt, ihre Form ist aus Abb. 3 ersichtlich. Ihr freier Rand ist in ähnlicher Weise mit langen Borsten dicht besetzt, wie der Außenrand der dreieckigen Schilder. Am Hinterrand findet sich jederseits ein kleiner, borstentragender Zipfel.

Zu beiden Seiten der Schilder 2—9 finden sich an jedem Ring drei Chitinplatten, von denen die größte, mittlere einen Halbmond mit nach hinten gerichteten Spitze bildet; sie zeigt auf halber Länge eine Naht, überragt die Seiten des Körpers flügelartig. Hinter dieser Platte liegt eine kleinere, etwa viereckige, vor ihr eine noch kleinere, etwa dreieckige; diese beiden kleineren Platten tragen je etwa 8 bzw. 4 starre Chitinstifte. Alle drei Platten oder die Haut in ihrer nächsten Nachbarschaft sind mit langen, steifen, fein gefiederten Borsten besetzt, die in Verbindung mit den oben erwähnten der beiden letzten Ringe eine den ganzen Körper umziehende Reihe bilden. Etwas anders beschaffen sind die Fortsätze zu beiden Seiten des ersten Schildes; wir finden hier nur eine größere Platte, die unter dem Vorderrand der ersten Platte verborgen ist. Vermutlich ist sie beweglich (bei einer abgeworfenen Haut finde ich sie nach vorn gestreckt). Dann dürfte sie eine besondere Rolle bei der Aufnahme der Nahrung spielen.

Der Darm erreicht eine beträchtliche Länge, anscheinend das Dreifache der Körperlänge, wovon der größte Teil auf den Mitteldarm entfällt, während der Vorderdarm sehr kurz ist. Leider habe ich es versäumt, den Darm an lebendem Material zu untersuchen, so ist es mir nicht gelungen, mir Klarheit zu verschaffen. Sicher ist, daß der Darm wesentlich länger ist, als der Körper, sich in Schlingen legt, und diese Tatsache scheint mir bemerkenswert, da sonst bei Nematozeren, soweit mir bekannt ist, der Darm einen geraden oder nur wenig gebogenen Verlauf

hat. Der Darm hat an der starken Verkürzung des Körpers nicht teilgenommen, sich vielmehr in Schlingen gelegt. Der Darm enthält feine Schmutzpartikel und Diatomazeen. Die Larve dürfte die Blätter abbürsten, wobei neben der Behaarung der Kiefer auch die seitlichen Borstenreihen mitwirken.

Augenscheinlich repräsentiert die letzte einfache Platte, welche den After trägt, das 12. Segment des Körpers (9. Abdominalring), die beiden dreieckigen Platten davor mit dem einzigen sichtbaren Stigma das 11. Segment, davor liegen aber nicht, wie zu erwarten, zehn, sondern nur neun Schilder, von denen jedes einem Segment entspricht. Es ist ein Segment unterdrückt, und zwar augenscheinlich das 1. (Prothorax). Dafür spricht die Tatsache, daß die Spaltung der Larvenhaut bei der Verpuppung sich auf das erste Schild hinter dem Kopf beschränkt. Im allgemeinen ertsreckt sie sich auf die beiden ersten Körperringe. Sie dürfte es auch hier tun, nur erscheint der zweite Körperring als der erste. Für diese Deutung würde auch der Umstand sprechen, daß bei *Dixa* der Prothorax kürzer ist als die folgenden und etwas in den Mesothorax eingezogen werden kann. Vielleicht haben wir den umfangreichen Fortsatz am Vorderrand des ersten Schildes, der unter dem ersten Schild verborgen ist, als Prothorax aufzufassen (vgl. auch die Beschreibung von *Microdixa similis* S. 542).

Die Puppe bietet keine auffälligen Merkmale, keine Bewaffnung mit Dornen usw., die Prothorakalhörner sind schlank. Sie bleibt fast ganz in der Larvenhaut stecken.

Die Imago: Kopf (Abb. 7) rund, mäßig dicht mit kurzen Borsten besetzt, Augen wenig vorquellend, keine Nebenaugen. Fühler 15gliederig, am Ende des letzten Gliedes ein kleiner Fortsatz (Rest eines 16. Gliedes). Die Glieder mäßig gestreckt das dritte etwa viermal so lang als breit, die folgenden an Länge abnehmend, alle unregelmäßig mit stärkeren Borsten besetzt. Rüssel kurz und dick, im Innern sieht man die wohl entwickelten Stechborsten; der Taster viergliederig, ziemlich kurz.

Flügel (Abb. 6): Das Flügelgeäder erinnert an das von *Dixa*. Als Unterschied wären zu nennen: Die Subkosta ist mit dem Radius durch eine kleine Querader verbunden, der Radius mündet auf etwa $^3/_4$ der Flügellänge in den Vorderrand, im übrigen verweise ich auf die Abb. 6. Flügelfläche kahl, nur bei starker Vergrößerung eine feine Punktierung zu sehen. Die Rippen mit zerstreuten, kurzen Borsten. Hinterleib mäßig gestreckt, ebenso die Beine, die hinteren etwa so lang wie der Körper. Länge des Körpers 1,25 mm, der Flügel 1,8 mm.

Über die *Biologie* der Larve ist dem Gesagten wenig hinzuzufügen, doch mögen die Tatsachen noch einmal zusammengestellt werden. Sie bewohnt Pflanzen, die von einer sehr dünnen Wasserschicht überzogen sind. Ich vermute, daß sie sich auf eine oder wenige Moosarten be-



Abb. 1.

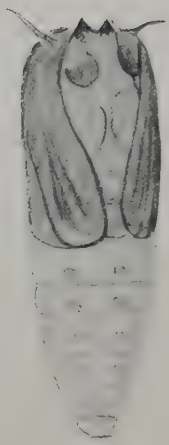


Abb. 2.

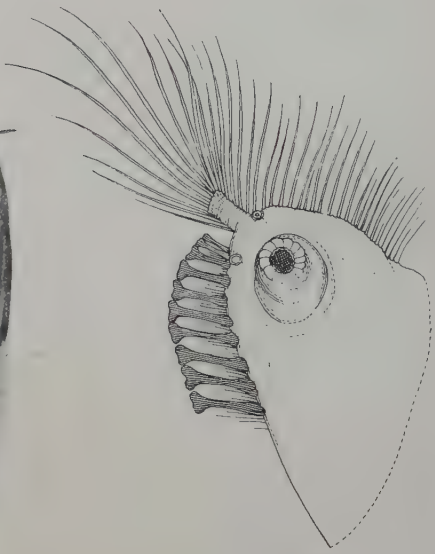


Abb. 4.

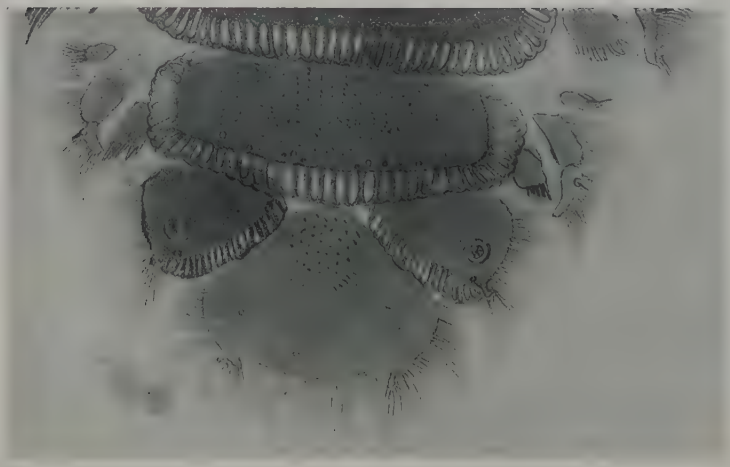


Abb. 3.

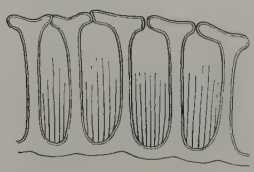


Abb. 5.

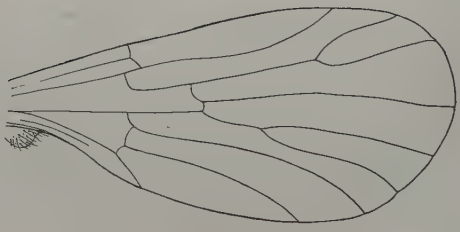


Abb. 6.

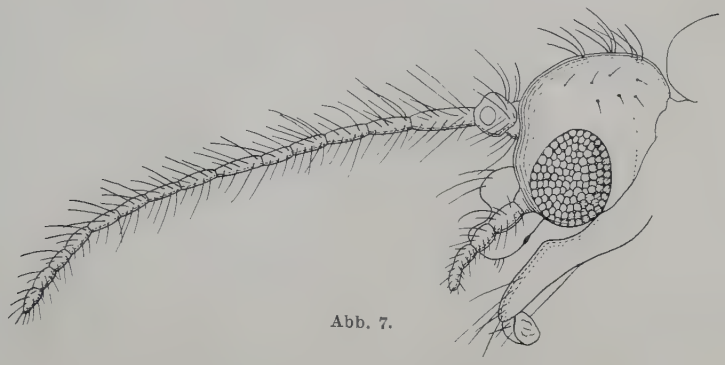
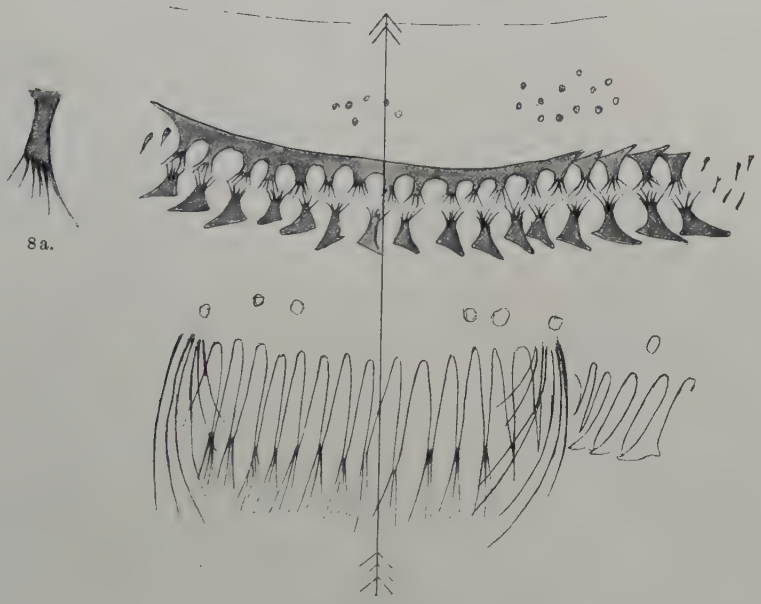


Abb. 7.



8a.

Abb. 8.

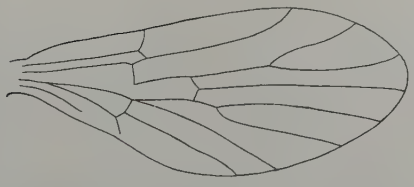


Abb. 9.

Abb. 1–7. *Microdixa scutigera.* 1. Larve vom Rücken, 35×. 2. Puppe, 35×. 3. Hinterende einer Larve (nach abgeworfener Haut), 100×. 4. Rechte Hälfte des vorletzten Leibesringes mit Stigma, 300×. 5. Fortsätze am Hinterrand eines Schildes, 600×. 6. Flügel, 50×. 7. Kopf, 60×. — Abb. 8, 9. *Microdixa similis.* 8. Mittlere Partie eines Schildes, 400×. 8a. Einzelne Borste, stärker vergrößert. 9. Flügel, 48×.

schränkt, auf anderen unter ähnlichen Verhältnissen lebenden Pflanzen habe ich sie vergeblich gesucht. Sie greift die Pflanze nicht an, beschränkt sich vielmehr darauf, die Blätter abzubürsten, wozu ihr in erster Linie die umfangreichen, seitlichen Borstenreihen dienen, frißt die so gesammelten Staubteilchen und niederen Organismen.

Alle im März und Anfang April gesammelten Larven waren der Verpuppung nahe. Die Puppenruhe ist kurz, doch habe ich versäumt, mir genaue Notizen zu machen. Man möchte annehmen, daß das Tier bei seiner geringen Größe verschiedene Generationen im Jahr hat, doch erscheint es fraglich, ob es im Sommer die geeigneten Existenzbedingungen findet.

Ich habe durch den Namen schon angedeutet, daß ich das hier beschriebene Tier als einen Vertreter der Familie *Dixidae*[1]) betrachte und will versuchen, diese Auffassung näher zu begründen. Die Larven beider Formen leben auf einer Unterlage, die von einer dünnen Wasserschicht überzogen ist und liegen ihr mit der abgeflachten Bauchseite auf. Bei *Dixa maculata* finden wir auf dem 5.—10. Körperring dorsal ein etwa kreisförmiges Feld, das in ähnlicher Weise punktiert ist wie die Schilder bei *Microdixa* und mit einem Kranz langer Borsten umgeben ist. Augenscheinlich entsprechen diese Felder den Schildern von *Microdixa*. Miall bezeichnet sie als „shields" (sie finden sich nicht bei allen Arten der Gattung). Der vorletzte Ring trägt kein Schild, weder bei *Dixa* noch bei *Microdixa*, aber an seinem Hinterrand findet sich bei *Dixa* ein von starren Borsten umgebener Fortsatz, und einen ganz ähnlichen Fortsatz finden wir bei *Microdixa*. In der Nachbarschaft dieses Fortsatzes, vor ihm, liegt bei beiden Formen das einzige wohl entwickelte Stigma[2]). Beide Stigmen des vorletzten Leibesringes liegen bei beiden Formen weit lateral, ich kenne keine andere metapneustische Fliegenlarve, bei der die Stigmen so weit von der Mittellinie liegen — am nächsten dürfte noch *Anopheles* kommen. Die Form der Stigmen ist eine sehr ähnliche. Ein Vergleich der Stigmen und ihrer Nachbarschaft würde für mich genügen, um eine nahe Verwandtschaft mit *Dixa* zu begründen.

---

[1]) Wegen einer Darstellung der Larve von *Dixa* verweise ich auf Fr. Meinert: De eucephale Myggelarver. Vidensk. Selsk. 6. Raekke: Naturvidensk. og mathematik Afd. III, 4. 1882; Grünberg: Süßwasserfauna Deutschlands H. 2 A, Jena 1910 und Miall: Natural History of aquatic Insects, London 1895. Nur bei dem letztgenannten Autor findet sich eine brauchbare Darstellung der Schilder.

[2]) Nach Grünberg (S. 94) ist die Larve von *Dixa* amphipneustisch: „Vorderstigma dorsolateral am Vorderrand des 1. Thoraxsegmentes, warzenförmig, mit mehreren langen, kräftigen Borsten." Nach Meinert haben wir nur das eine Stigmapaar am Hinterende. Auch ich kann nur eins auffinden. Gegen das Vorhandensein eines vorderen Stigmapaares spricht auch die Verteilung der Tracheen, der Mangel eines starken Hauptstammes im Prothorax.

Das letzte Segment zeigt bei beiden Formen neben einem mittleren Fortsatz, der den After trägt, zwei Zipfel, die bei *Dixa* groß, bei *Microdixa* klein. Immerhin kann man auch hier zwischen beiden Formen die Ähnlichkeit erkennen.

Bei der Imago spricht für die Beziehung zu *Dixa* die Form der Mundwerkzeuge, die Zahl der Fühlerglieder (wenn wir das letzte rudimentäre mitzählen), schließlich das Flügelgeäder und die Behaarung der Flügel.

In den Jahren 1919 und 1921 fand ich im Frühling zwischen Moos, das auf einer morastigen Wiese bei Greifswald (Klein-Schönwalde) gesammelt war, eine zweite der beschriebenen sehr ähnliche Art der Gattung *Microdixa*. Das Moos war feuchten Stellen entnommen, hatte etwa zur Hälfte im Wasser gestanden. Ich vermag nicht zu sagen, ob die Larven an untergetauchten Teilen des Mooses oder außerhalb des Wassers vorkamen, vermute das letztere. Ich fand nur wenig Larven, 1919 nur vier, die alle der Verpuppung nah, erhielt nur eine Imago. Ich beschreibe das Tier unter dem Namen

Microdixa similis nov. spec.

Es ist wohl nötig, zu sagen, wie ich die Larven erhielt. Bei der geringen Größe, 1,5—2 mm, den sehr trägen Bewegungen wäre es natürlich ganz aussichtslos, das Tier direkt, etwa im Moos, das in einer Schale ausgebreitet liegt, suchen zu wollen, zumal es selten. Meine Exemplare stammen aus verschiedenen Kilo Moos, die im Institut untersucht wurden (zu anderen Zwecken). In verschiedenen im Greifswalder Zoologischen Institut gefertigten Arbeiten ist die Methode, die dort zu ähnlichen Zwecken angewandt wurde, beschrieben; ich will sie aber hier doch noch kurz beschreiben: Das Moos wurde über einem weitmaschigen Drahtnetz von 7 mm Maschenweite in Wasser zerzupft, abgesiebt, so daß alle kleineren Partikel vom Moos getrennt wurden. Was das Sieb passiert hatte, wurde durch Auswaschen in einem feineren Netz (Müllergaze Nr. 0) von allen kleineren Schmutzteilen befreit, dann auf einem Drahtnetz von 7 mm Maschenweite ausgebreitet, das Drahtnetz auf eine Schale mit Wasser (wie sie die Photographen benutzen) gelegt. Beim Austrocknen krochen die Larven in die Tiefe, fielen — oft erst nach Tagen — in die Schale, wo sie dann leicht zu finden waren. Ich habe mich dieser Methode mit verschiedenen Abänderungen mit sehr gutem Erfolg bedient, um besonders Fliegenlarven — auch andere Tiere — aus Schlamm, Moos, Mist, faulenden Pilzen und ähnlichen der Untersuchung schwer zugänglichen Stoffen zu sammeln. Was man auf diese Weise finden kann, mögen die Ergebnisse der Untersuchung des Fundortes von *Microdixa similis* zeigen. Ich fand da auf ziemlich kleiner Fläche 43 Arten von Fliegenlarven — wohl noch einige mehr, da nicht alle getrennt wurden. Allerdings war das die reichste Fundstätte, die mir bekannt geworden ist — leider ist sie heute durch Entwässern entvölkert.

Die Larve ist der beschriebenen sehr ähnlich, unterscheidet sich in folgenden Punkten: Sie ist nicht so flach, wie die von *scutigera*, der Rücken ist gewölbt, besonders deutlich in der Mitte. Vor den oben S. 537 als Mesothorax bezeichneten Schildern finden sich noch zwei kleinere dem Prothorax entsprechend. Sie sind am Vorderrand dicht mit feinen, langen Haaren besetzt. Ihr Vorkommen bestätigt die oben gegebene morphologische Deutung der Brustringe von *M. scutigera*.

In der Mitte jedes Schildchens, etwa auf halber Länge, findet sich eine Doppelreihe am Ende gespaltener, kurzer, dicker, am Ende in Strahlen aufgelöster Fortsätze oder Borsten (Abb. 8). Sie sind mit breiter, dunkler Basis der Haut eingefügt, also jedes für sich beweglich. Es können sich diese Basalstücke derart aneinander legen, daß die Borsten scheinbar einer einfachen Leiste angeheftet sind, wie das in Abb. 8 an der vorderen Reihe sichtbar. Wenn in der hinteren Reihe die Basis der Borsten getrennt ist, so beruht das vermutlich darauf, daß die Borsten durch den Druck des Deckgläschens umgelegt sind. Die Doppelreihe nimmt etwa die halbe Breite des Schildes ein. In annähernd gleicher Breite mit dieser Doppelreihe treten am Hinterrand der Schilder an Stelle der T-förmigen Fortsätze konische, am Ende gespaltene Spitzen, die einen dorsalwärts offenen, etwa halbtonnenförmigen Raum einschließen.

Am zehnten Ring zeigen diese Spitzen Übergänge zu T-förmigen Fortsätzen, entspringen auf einer halbkugeligen Warze, die den Hinterrand zipfelförmig überragt. Sie bildet den Abschluß der eben erwähnten mittleren Erhebung der Schilder, welche die Doppelreihe steifer Borsten und die Spitzen am Hinterrande trägt. Borsten und Schilder bilden einen Besen auf dem Rücken, augenscheinlich bestimmt, die Blätter, mit denen der Rücken in Berührung kommt, in ähnlicher Weise abzukehren, wie bei *scutigera* und *similis* die des Ventralrandes. Das Tierchen bewegt sich, soweit meine Beobachtungen ein Urteil gestatten, in einem viel dichteren Gewirr von Moosstengeln und Blättern, so daß es häufig auch mit dem Rücken mit den Blättern in Berührung kommen dürfte, was bei *scutigera* nicht der Fall. Die Nahrung ist, wie die Untersuchung des Darminhaltes ergibt, dieselbe wie bei *scutigera*. Die Imago hat große Ähnlichkeit mit der von *scutigera*. Wegen der Unterschiede im Flügelgeäder vergleiche Abb. 9. Das zweite und dritte Fühlerglied sind mit einander verschmolzen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Lund, Schweden.)

DAS ZENTRALE UND PERIPHERE NERVENSYSTEM DES KOPFLAPPENS EINIGER POLYCHÄTEN.

Von

BERTIL HANSTRÖM.

Mit 27 Textabbildungen.

(*Eingegangen am 23. Dezember 1926.*)

Inhalt.

Seite

Einleitung 543
Unterordnung Nereidiformia 547
Fam. Hesionidae 547
Fam. Aphroditidae 548
A. Die Corpora pedunculata 548
B. Beobachtungen über das periphere Nervensystem von *Sthenelais* 553
Fam. Nereidae 556
Fam. Nephthydidae 558
Fam. Eunicidae 560
Fam. Glyceridae 565
Unterordnung Terebelliformia 574
Fam. Cirratulidae 574
Fam. Terebellidae 576
Fam. Ampharetidae 577
Fam. Amphictenidae 578
Unterordnung Scoleciformia 579
Fam. Opheliidae 579
Fam. Maldanidae 581
Fam. Scalibregmidae 582
Unterordnung Sabelliformia 583
Fam. Sabellidae 583
Fam. Serpulidae 584
Beziehungen zwischen dem Vorkommen der Corpora pedunculata und dem Vorhandensein und der Entwicklung der Sehorgane, Palpen und Antennen bei den Polychäten 585
Die mutmaßliche Phylogenie der Corpora pedunculata 590
Die Segmentierung des Polychätengehirns 592

Einleitung.

In mehreren meiner früheren Arbeiten habe ich die Morphologie und Histologie der Corpora pedunculata verschiedener Arthropoden behandelt, wobei ich oft genötigt war, auf die Bauverhältnisse derselben

Organe der Polychäten hinzuweisen. Bei den letztgenannten Tieren waren aber die betreffenden Organe leider nicht hinreichend bekannt, da allzu wenige Arten in bezug auf den feineren Bau der Corpora pedunculata untersucht worden waren. Es gibt zwar zwei ältere Arbeiten von Haller (1889) und Racovitza (1896) und drei neue von Holmgren (1916), Bergqvist (1925) und Hessle (1925), welche die Corpora pedunculata verschiedener Arten von Polychäten ziemlich ausführlich behandeln, aber die beiden älteren Arbeiten beweisen, wie notwendig es ist, dieses Problem von neuem zu bearbeiten und hierbei die während der letzten Jahre gewonnenen Kenntnisse über den Bau des Arthropodengehirns zu berücksichtigen; die neuen Arbeiten behandeln nur je eine Art von Polychäten, nämlich die von Holmgren *Nereis*, die von Bergqvist *Harmothoe*, und die von Hessle *Leocrates*. Für meinen Zweck war es außerdem von Bedeutung, die Zellentypen der Corpora pedunculata mit Hilfe von spezifischen Nervenfärbungsmethoden zu eruieren, um die nötigen Vergleiche mit den Arthropoden anstellen zu können. Holmgren (1916) hat zwar die Globulizellen bei *Nereis* gut und ausführlich beschrieben, gibt aber keine Abbildungen derselben, und Bergqvist (1925) und Hessle (1925) haben keine spezifischen Nervenfärbungsmethoden verwendet. Bei dem Studium der Literatur dieses Gebietes fällt es übrigens sogleich in die Augen, wie wenig die Leitungsbahnen des Gehirns und der Gehirnnerven der Polychäten berücksichtigt worden sind — es sind tatsächlich nur die Arbeiten von Retzius (1895) und Holmgren (1916) vorhanden, die mit Hilfe von spezifischen Nervenfärbungsmethoden Abbildungen von Gehirnzellen gegeben haben, während derartige Untersuchungen der Bauchganglienkette und des peripheren Nervensystems gar nicht so selten sind und auch gute Resultate geliefert haben (vgl. Fortuyn 1920), die beweisen, daß sowohl die Methylenblau- wie die Golgi-Methode bei den Polychäten gut gelingen können.

Um die gewünschten Vergleiche mit den Arthropoden anstellen zu können, wollte ich einerseits so zahlreiche Gruppen von Polychäten wie möglich untersuchen und andererseits das günstigste dabei gefundene Material eingehend histologisch bearbeiten. Ich bin mir aber wohl bewußt, daß die ungemein wechselnden Bauverhältnisse des Kopflappens und Hirnganglions der Polychäten zur Folge hatten, daß ich trotzdem keine genügende Anzahl von Arten untersucht habe, um die Beziehungen zwischen den Corpora pedunculata der Arthropoden und der der Polychäten vollständig aufzuklären, insbesondere da mehrere andere Fragen im Verlaufe der Arbeit auftauchten, die jedoch kaum ohne mehrjährige Studien dieser interessanten, aber schwer zu behandelnden Tiergruppe in einigermaßen befriedigender Weise beantwortet werden könnten. Ich muß indessen, und zwar gerade wegen der großen Mannigfaltigkeit

der Polychätengruppe, meine Befunde wenigstens vorläufig in dem vorliegenden Zustand mitteilen, obgleich ich auch die Frage nach dem *Ursprung* der Corpora pedunculata nicht endgültig habe beantworten können. Ich machte jedoch Schnittserien von 29 Arten, die auf 26 Gattungen und 15 Familien der Polychäten verteilt waren, und glaube, daß diese Untersuchung, wie lückenhaft sie auch in anderen Hinsichten erscheinen kann, zusammen mit dem, was ältere Autoren mitgeteilt haben, wenigstens die hauptsächliche Verteilung und Struktur der Corpora pedunculata unter den verschiedenen Polychätengruppen zeigen wird. Und obgleich eines der hauptsächlichen Ziele meiner Untersuchung das eben erwähnte war, habe ich unten bei der Behandlung der mit der Golgi-Methode untersuchten Arten auch die übrigen erzielten Resultate betreffs der Leitungsbahnen des zentralen und peripheren Nervensystems mitgeteilt, die ich mit Hilfe der genannten Methode gefunden habe.

Das Material der Untersuchung stammt von Aufenthalten an der Biologischen Station Häggdalen, Trondhjem, Norwegen 1924, am Marinen biologischen Laboratorium bei Woods Hole, Massachusetts 1925 und der Zoologischen Station Kristineberg, Fiskebäckskil, Schweden 1926 (vgl. die Tabelle, S. 546). Die Reisen nach Trondhjem und Woods Hole wurden mit Unterstützung der *Königl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften* vorgenommen; die nach Kristineberg wurde von der *Königl. Physiographischen Gesellschaft Lund* finanziert. Ich spreche deshalb hier diesen beiden geehrten Institutionen meinen ergebensten Dank aus.

Die angewandte Golgi-Methode war die in meiner *Limulus*-Arbeit (1926 b) beschriebene, und immer wurde dabei Paraffineinbettung vorgenommen. Ich muß jedoch gestehen, daß die paraffinbehandelten Golgi-Präparate nicht so dauerhaft wie die celloidinbehandelten sind, indem sie oft schon nach einigen Monaten nicht mehr benutzt werden können. Gute Präparate sollten demnach immer unmittelbar nach dem Verfertigen gezeichnet werden. Die Zeitersparnis beim Verwenden der Paraffineinbettung, wenn es gilt innerhalb einer beschränkten Zeit möglichst zahlreiche Präparate zu verfertigen, ist doch so beträchtlich, daß ich es vorteilhaft gefunden habe, die erwähnte Methode zu wählen.

Bei der Behandlung der untersuchten Arten verwende ich die von Benham (1910) in der Cambridge Natural History vorgeschlagene Einteilung der Polychäten, obgleich sie vielleicht nicht ganz tadellos ist, und beginne also mit den von mir untersuchten Arten, die zu den *Polychaeta Nereidiformia* gehören. Zuerst gebe ich aber unten eine Übersicht über die untersuchten Arten, um ihre Verteilung auf die verschiedenen Polychätengruppen in dem System Benhams zu zeigen.

System der Polychaeta nach Benham.

Phanerocephala.

Unterordnung 1. Nereidiformia (= Errantia + Fam. Ariciidae).

Fam. 1.	Syllidae.	
Fam. 2.	Hesionidae:	*Podarke obscura.* Woods Hole, Massachusetts.
Fam. 3.	Aphroditiidae:	*Lepidonotus (Polynoe) squamatus.* Kristineberg, Schweden.
		Polynoe scolopendrina. Kristineberg.
		Harmothoe (Polynoe) imbricata. Kristineberg.
		Laetmonice filicornis. Kristineberg.
		Sthenelais picta. Woods Hole.
Fam. 4.	Phyllodocidae.	
Fam. 5.	Tomopteridae.	
Fam. 6.	Nereidae:	*Nereis virens.* Woods Hole und Kristineberg.
		Nereis pelagica. Kristineberg.
Fam. 7.	Nephthydidae:	*Nephthys ingens.* Woods Hole.
		Nephthys sp. Kristineberg
Fam. 8.	Amphinomidae.	
Fam. 9.	Eunicidae:	*Leodice (Eunice) norvegica.* Trondhjem, Norwegen.
		Leodice (Eunice) Gunnéri. Trondhjem.
		Hyalinoecia tubicola. Trondhjem.
		Diopatra cuprea. Woods Hole.
		Lumbrinereis fragilis. Kristineberg.
Fam. 10.	Glyceridae:	*Glycera dibranchiata.* Woods Hole.
Fam. 11.	Sphaerodoridae.	
Fam. 12.	Ariciidae.	
Fam. 13.	Typhloscolecidae.	

Unterordnung 2. Spioniformia.

Fam. 1.	Spionidae.	
Fam. 2.	Polydoridae.	
Fam. 3.	Chaetopteridae.	
Fam. 4.	Magelonidae.	
Fam. 5.	Ammocharidae.	

Unterordnung 3. Terebelliformia.

Fam. 1.	Cirratulidae:	*Cirratulus* sp. Woods Hole.
Fam. 2.	Terebellidae:	*Terebellides* sp. Woods Hole.
		Terebella debilis. Kristineberg.
Fam. 3.	Ampharetidae:	*Melinna cristata.* Kristineberg.
		Amphicteis Gunnéri. Kristineberg.
Fam. 4.	Amphictenidae:	*Pectinaria belgica.* Kristineberg.

Unterordnung 4. Capitelliformia.

Fam. Capitellidae.

Unterordnung 5. Scoleciformia.

Fam. 1.	Opheliidae:	*Ammotrypane aulogaster.* Trondhjem.
Fam. 2.	Maldanidae:	*Maldane* sp. Trondhjem.
		Rhodine Lovéni. Kristineberg.
		Clymenella sp. Woods Hole.
Fam. 3.	Arenicolidae.	
Fam. 4.	Scalibregmidae:	*Eumenia crassa.* Kristineberg.
Fam. 5.	Chlorhaemidae.	
Fam. 6.	Sternaspidae.	

Cryptocephala.

Unterordnung 1. Sabelliformia.

Fam. 1.	Sabellidae:	*Sabella pavonia.* Trondhjem.
Fam. 2.	Eriographidae.	
Fam. 3.	Amphicorinidae.	
Fam. 4.	Serpulidae:	*Serpula vermicularis.* Trondhjem.

Unterordnung 2. Hermelliformia.

Fam. Hermellidae.

Unterordnung Nereidiformia.

Familie Hesionidae.

Das Gehirn der Hesioniden *Psamathe cirrata* und *Fellacia sicula* wurde von Racovitza (1896) und *Leocrates Ehlersi* von Hessle (1925) beschrieben. Racovitza führt seine bekannte Dreiteilung des Polychätengehirns in einen „Cerveau antérieur", einen „Cerveau moyen" und einen „Cerveau postérieur" auch für diese Familie durch, erwähnt aber bei den untersuchten Hesioniden keine Corpora pedunculata („ganglion palpaire" und „ganglion antennaire"). Zu dem Cerveau antérieur sollten die Palpennerven, zu dem Cerveau moyen die Antennennerven und die Sehnerven und zu dem Cerveau postérieur die Nuchalnerven gehören. *Leocrates* hat nach Hessle (1925) keine Nuchalorgane, besitzt aber Corpora pedunculata, die nach den Abbildungen und der Beschreibung von ziemlich einfacher Art sind.

Selbst habe ich in dieser Familie nur die kleine Art *Podarke obscura* von Woods Hole untersucht. *Podarke* hat vier epitheliale, beinahe zu Blasenaugen geschlossene Becheraugen von demselben Typus, der nach Hesse bei *Syllis* und nach Hessle (1925) bei *Leocrates* vorkommt, zwei Antennen und ein Paar Palpen, die gegliedert sind.

Die Ganglienzellenschicht des Gehirns von *Podarke* ist, wie oft bei kleineren Tieren, einförmiger als bei größeren verwandten Arten gebaut;

dieser Umstand erklärt wahrscheinlich, weshalb Racovitza (1896) keine Corpora pedunculata bei den von ihm untersuchten, ebenfalls kleinen Hesioniden erwähnt. Bei *Podarke* existieren aber solche (*Cp*, Abb. 1), die wahrscheinlich den von Hessle (1925) bei *Leocrates* beschriebenen sehr ähnlich sind. Unter den dorsalen Ganglienzellen habe ich nämlich an jeder Seite eine kleine Gruppe von Zellen gefunden, die mit wenig Plasma aber chromatinreichem Kern versehen sind, und deren Neuriten einem Stiel von dichterer und färbbarerer Struktur den Ursprung geben; zusammen bilden diese kleinen Ganglienzellen und ihre Stiele einen wirklich pilzhutähnlichen Körper.

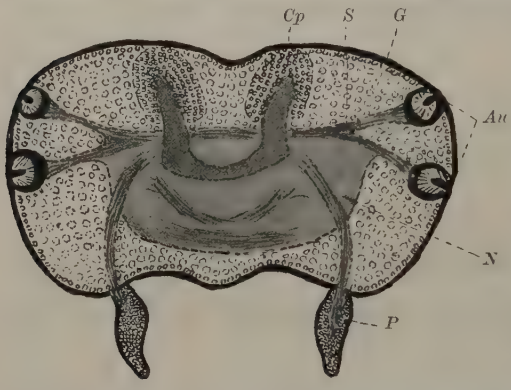


Abb. 1. Querschnitt durch das Gehirn von *Podarke obscura*. *Au* = Augen; *Cp* = Corpora pedunculata mit Ganglienzellen und Stielen; *G* = gewöhnliche Ganglienzellen des Gehirns; *N* = Neuropilem; *P* = Palpen; *S* = Sehnerven.

Die Globulizellen sind indessen gar nicht so scharf gegen die übrige Ganglienzellenschicht wie bei den Aphroditiden und den Nereiden abgesetzt; sie bilden nur eine einzige Gruppe und besitzen auch nur einen einzigen Stiel, der im dorsalen Neuropilem in medialer Richtung umbiegt, um sich mit dem Stiel der anderen Seite vermittelst einer kaum in ihrer ganzen Ausdehnung ausgeprägt glomerulösen Kommissur zu vereinen. Die Stiele stehen mit den Faserbündeln der Palpennerven in deutlichster Verbindung.

Leider konnte ich von dieser Art nicht Material genug erhalten, um sie mit spezifischen Nervenfärbungsmethoden zu behandeln. Fest steht indessen, daß die Corpora pedunculata bei *Podarke*, und wahrscheinlich auch bei *Leocrates*, ungewöhnlich einfache Bauverhältnisse darbieten, *indem an jeder Seite des Gehirns nur eine einheitliche Globuligruppe mit einem einfachen Brückenstiel vorhanden ist.*

Fam. Aphroditidae.

A. Die Corpora pedunculata.

Die gewaltig ausgebildeten Corpora pedunculata des Aphroditidengehirns haben schon früh die Aufmerksamkeit der Forscher erweckt. Sie treten auch bei diesen Tieren sehr scharf gegen das angrenzende Gehirngewebe hervor, da ihre Ganglienzellen (Rhodes „Nervenkerne") außerordentlich klein und chromatinreich sind, während die übrigen Gehirnzellen der Aphroditiden meistens ziemlich oder sehr groß, plasma-

reich und chromatinarm sind. Die von den Globulizellen ausgehenden Stiele zeichnen sich auch durch besonders dichte Struktur und Färbbarkeit aus, wie auch die mit den Stielen und den Palpennerven verbundenen Palpenglomeruli bei den Aphroditiden sehr gut entwickelt sind.

So wurden auch die Corpora pedunculata der Aphroditiden schon von KALLENBACH (1883) bei *Polynoe cirrata* beobachtet, von RHODE (1887) bei *Aphrodite aculeata*, *Hermione hystrix*, *Sigalion squamatum*, *Sthenelais dendrolepis*, *Polynoe* (*Lepidasthenia*) *elegans* und *Psammolyce arenosa* als „Pilzhüte" beschrieben, von HALLER (1889) bei *Lepidasthenia* „Tentakelganglien" genannt, weil er ihre Homologie mit den Corpora pedunculata der Arthropoden verneinte, und zuletzt von BERGQVIST (1925) bei *Harmothoe imbricata* sehr genau untersucht[1]). Keiner von diesen Autoren hat spezifische Nervenfärbemethoden verwendet, weshalb man bisher jegliche Kenntnis von der Gestalt der Neurone dieser Gehirnteile entbehrte, die jedoch die größten und am höchsten differenzierten Bildungen dieser Art unter den Polychäten repräsentieren (Abb. 2).

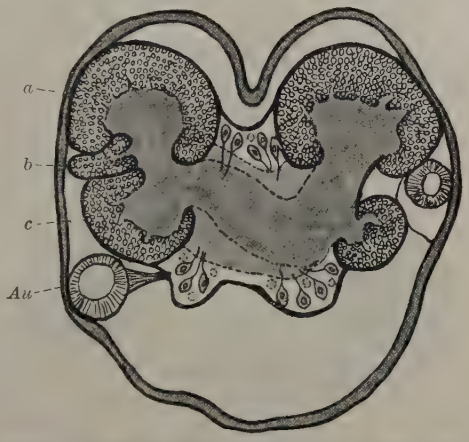


Abb. 2. Dicker Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Lepidonotus squamatus*. *a*, *b*, *c* = Corpora pedunculata mit Stielen; *Au* = Augen.

Selbst habe ich die folgenden Arten untersucht: *Lepidonotus* (*Polynoe*) *squamatus*, *Polynoe scolopendrina*, *Harmothoe imbricata* und *Laetmonice filicornis* von KRISTINEBERG und schließlich *Sthenelais picta* von Woods Hole. Von diesen wurde die letztgenannte Art, die ich in ziemlich großer Menge erhalten konnte, auch mit der GOLGI-Methode behandelt.

Von den fünf von mir untersuchten Gattungen haben *Lepidonotus*, *Polynoe* und *Harmothoe* je vier epitheliale Blasenaugen und drei Antennen, *Laetmonice* und *Sthenelais* je zwei epitheliale Blasenaugen, die auf Grund ihrer Lage den vorderen Augen der ersterwähnten Gattungen entsprechen, und eine Antenne. Alle fünf Arten haben wohlentwickelte Palpen, die bei *Laetmonice* und *Sthenelais* sehr lang sind.

Der Platz der Corpora pedunculata kann bei den Aphroditiden bei größeren Arten schon makroskopisch wahrgenommen werden, indem der Kopflappen über dem Gehirn als zwei Höcker nach oben gewölbt

[1]) Nach dem Abschluß dieses Manuskriptes erhielt ich eine sehr gute und ausführliche Arbeit über das Nervensystem von *Hermione hystrix* von BERNERT (1926), in der die Topographie und Histologie genau behandelt werden.

ist, ein Verhältnis, das größtenteils den gewaltig entwickelten Corpora pedunculata zugeschrieben werden muß. Bei *Polynoe scolopendrina* wölben sich die vorderen Partien der Corpora pedunculata auch über den Rest des Gehirns nach vorn hervor (Abb. 3), so daß sie zusammen mit den vorderen Augen innerhalb besonderer Ausbuchtungen des Neurilemmas gelegen sind, von dem übrigen Gehirn durch tief einschneidende Wände geschieden. Die obersten Schnitte einer Horizontalschnittserie durch das Gehirn enthalten auch auf Grund der Größe der Corpora pedunculata kaum andere Gehirnteile als diese (Abb. 2, 4).

Holmgren (1916) hat die Dreizahl der Globuli bei *Nereis diversicolor* nachgewiesen. Von diesen drei Globuligruppen besitzen die zwei vorderen je einen Stiel, der mit dem anderen proximal zusammengewachsen ist, und die dritte zwei Stiele. Alle vier Stiele jeder Seite gehen nach hinten und nach rechteckiger Umbiegung medialwärts und enden, ehe sie die Mediallinie des Gehirns erreicht haben.

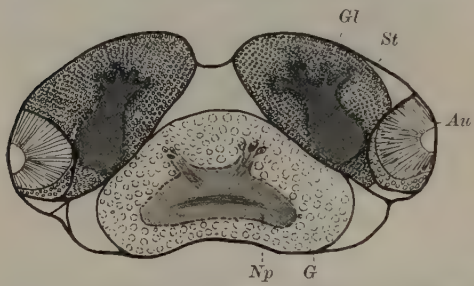


Abb. 3. Querschnitt durch das Gehirn von *Polynoe scolopendrina*. *Au* = Augen; *G* = Ganglienzellenschicht des vorderen Teils des eigentlichen Gehirns; *Np* = Neuropilem desselben; *Gl* und *St* = Ganglienzellen und Stiele der Corpora pedunculata.

Bei den Aphroditiden läßt sich eine Dreiteilung der Corpora pedunculata aber gewöhnlich nicht nachweisen. Bei *Lepidonotus* kann man zwei sehr große Globuli beobachten, einen vorderen und einen hinteren — das, was an gewissen Horizontalschnitten als ein dritter Globulus (*b*, Abb. 2) erscheinen kann, ist nur ein Teil des hinteren. Dagegen ist der große Stiel des vorderen Globulus nach oben gespalten, was auf eine Verschmelzung von zwei Globuli oder auf eine beginnende Spaltung eines früher einheitlichen Globulus deuten kann.

Bei *Polynoe* und *Harmothoe* ist es indessen gänzlich unmöglich auf Grund des Baues der Ganglienzellenschicht mehr als einen Globulus zu finden; der verwickelte Bau des Stielkomplexes ist aber von Bergqvist (1925), wie es scheint mit Recht, in der Weise gedeutet, daß bei *Harmothoe* dieselben Stiele vorkommen, die von Holmgren (1916) bei *Nereis* gefunden wurden; die beiden Stiele der vorderen zwei Globuli von *Nereis* sollten indessen bei *Harmothoe* vollständig verschmolzen sein. Der Bau des vorderen Globulus von *Lepidonotus* gibt hierbei der Deutung Bergqvists eine kräftige Stütze, indem die in Frage stehende Art in dieser Hinsicht zwischen *Nereis* und *Polynoe-Harmothoe* steht (vgl. auch unten *Sthenelais*!).

Bei *Laetmonice* sind die Corpora pedunculata größtenteils wie bei

Polynoe und *Harmothoe* gebaut; die Ganglienzellenschicht ist einheitlich, und nur der Bau des gewaltigen Stielkomplexes kann für eine Aufteilung der Corpora pedunculata in Anspruch genommen werden. In anderer Weise verhält sich aber die Gattung *Sthenelais*, die wirklich jederseits drei Globuli hat. Die Ganglienzellenschichten der drei Gruppen sind zwar teilweise miteinander verwachsen, aber die Neuriten der Globulizellen ziehen deutlich in drei distal selbständige Stiele hinein (Abb. 4). Wie bei *Lepidonotus* sind die Verbindungen zwischen den Stielen der vorderen Globuli besonders intim (*I*, *II*, Abb. 4). Der Bau des Stielkomplexes scheint nicht gänzlich mit *Polynoe-Harmothoe* übereinzustimmen; nicht nur die Stiele des hinteren Globulus, sondern auch die der zwei vorderen ziehen medialwärts und werden durch Querverbindungen mit den entsprechenden Stielen der entgegengesetzten Seite vereinigt. Bei *Lepidonotus* tritt auch der Doppelstiel des vorderen Globulus (*a*, Abb. 2) durch eine breite Querbrücke mit dem Stiel des hinteren Globulus (*c*, Abb. 2) in Verbindung, wodurch ein Faseraustausch der beiderseitigen vorderen Globuli durch den hauptsächlich von dem hinteren Globulus gebildeten Brückenstiel vermittelt wird. Der Bau der Corpora pedunculata der Aphroditiden sollte am besten mit Hilfe plastischer Rekonstruktion von so zahlreichen Gattungen wie möglich untersucht werden, um die hier sehr verwickelten Bauverhältnisse in befriedigender Weise auseinanderzusetzen.

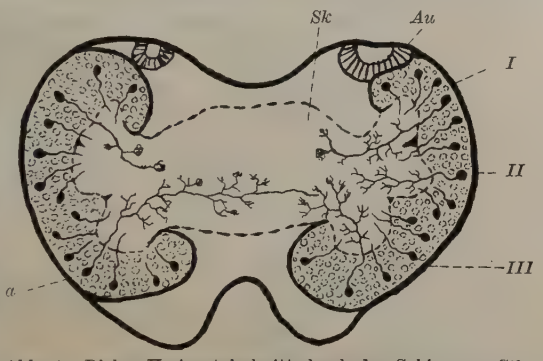


Abb. 4. Dicker Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Sthenelais picta*. *Au* = Augen; *Sk* = Stielkomplex; *I*, *II*, *III* = die drei Gruppen der Corpora pedunculata. An Horizontalschnittserien gefundene, mit der GOLGI-Methode imprägnierte Neurone der Corpora pedunculata sind hier gezeichnet.

Vermittelst der GOLGI-Methode habe ich die Corpora pedunculata von *Sthenelais* untersucht. Da das Gehirn dieser Gattung ziemlich klein ist, treten die Stiele der drei Globuli in den verwendeten, ziemlich dicken Schnitten der GOLGI-Präparate als eine beinahe kompakte Bildung hervor (*Sk*, Abb. 4), in welcher es schwer ist, die verschiedenen Stiele zu identifizieren. Die Globulizellen sind indessen wahrscheinlich überall von derselben Gestalt und stimmen auch gut mit der Beschreibung überein, die HOLMGREN (1916, S. 31) von denselben Zellen bei *Nereis* gegeben hat:

„Von den kleinen, stark chromatischen Globulizellen gehen feine Stammfortsätze ab, welche, den Stielen folgend, bald Seitenäste ab-

zweigen, welche sich in den Palpenglomeruli dendritisch verästeln. Die Stammfortsätze setzen sich unter Abgabe von Dendriten in den Stielen fort und scheinen in dichten Dendritenballen zu enden, welche mit von der Zentralfilarmasse eindringenden Fasern sich zu verbinden scheinen. Das dichte Aussehen der Stielsubstanz ist offenbar von den Dendritenmassen derselben bedingt."

Meine Abbildungen (Abb. 4, 5) der Globulineurone bestätigen vollständig Holmgrens Beschreibung, sowohl betreffs der Gestalt der Neurone wie betreffs der Verbindungen der Corpora pedunculata mit anderen Teilen des Nervensystems. Die stets unipolare Gestalt der Globulizellen von *Sthenelais* gleicht unter den früher bekannten Globulizellen der Arthropoden am meisten den von mir 1924 (S. 17, Abb. 6) bei den decapoden Crustaceen und 1926 (S. 17, Abb. 7) bei *Limulus*

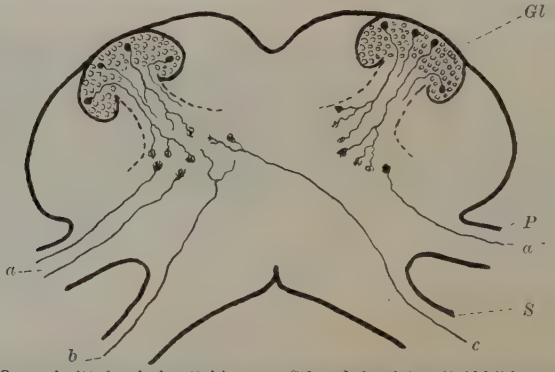


Abb. 5. Dicker Querschnitt durch das Gehirn von *Sthenelais picta* mit Abbildungen silber imprägnierter Neurone. *a*, *b*, *c* = Neurone; *Gl* = Globuli; *P* = Palpennerven; *S* = Schlundkonnektive.

gefundenen. Die Dendritenverzweigungen der Globulizellen sind teils in den Stielen selbst gelegen, die hierdurch die dichte Struktur und die große Färbbarkeit erhalten, teils in den seitwärts, ventral von und hinter den Stielen gelegenen Glomeruli. Die Ausbreitung der meisten Neurone ist dabei auf die eigene Hälfte des Gehirns beschränkt, aber es kommen auch Neurone vor (*a*, Abb. 4), deren Neuriten kommissurenartig nach der anderen Gehirnhälfte ziehen.

Von besonderem Interesse sind die mittelst der Silbermethode entdeckten Verbindungen der Corpora pedunculata mit den Palpennerven (*a*, Abb. 5) und mit den Schlundkonnektiven (*b*, *c*, Abb. 5). Die erstgenannten finden in den Palpenglomeruli statt, die lateral von und unter dem vorderen Stiel liegen, und die als Vorläufer der Antennalglomeruli der Arthropoden anzusehen sind — bei den Aphroditiden sind sie auch in der Struktur und der Gestalt den letztgenannten sehr ähnlich. Holmgren scheint mehr als eine Art von proximalen Verzweigungen der zentripetalen Fasern der Palpensinneszellen bei *Nereis*

gesehen zu haben; ich konnte aber bei *Sthenelais* (*a*, Abb. 5) und auch bei *Nereis* (*Pg*, Abb. 11) nur die in den Palpenglomeruli gelegenen dichten Endbäumchen der Sinneszellen des Palpennerven finden. Die Verbindungen der Corpora pedunculata mit den Schlundkonnektiven sind entweder gekreuzt (*c*, Abb. 5) oder ungekreuzt (*b*) und scheinen bei *Sthenelais* innerhalb der Stielfasermasse selbst zu liegen. In diese treten übrigens deutlich mehrere Fasern anderer Abstammung hinein, was die assoziative Funktion der Corpora pedunculata hervorhebt.

B. Beobachtungen über das periphere Nervensystem von Sthenelais.

Von verschiedenen Autoren sind primäre Sinneszellen als weitverbreitet in der Haut mehrerer Polychäten beschrieben worden, so von Retzius (1892, 1895, 1900) in den Antennen, Palpen, Cirrhen, Parapodienlappen und der Haut des Kopfes und des Körpers bei *Nereis diversicolor* und (1902) in der Proboscis von *Glycera* und *Goniada*, weiter von Lewis (1898) in der Haut zweier Maldaniden, von Hamaker (1898) und Langdon (1900) in verschiedenen Teilen der Haut von *Nereis virens*, von Wallengren

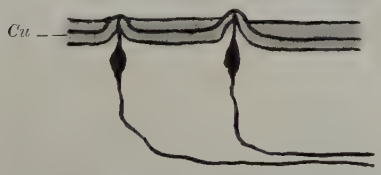


Abb. 6. Mit Silber imprägnierte primäre Sinneszellen aus der medialen Antenne von *Sthenelais picta*. *Cu* = Cuticula.

(1901) in der Proboscis von *Nephthys*, *Phyllodoce*, *Glycera* und *Goniada*, von Nilsson (1912) in verschiedenen Teilen der Haut der Amphicteniden und zuletzt von Holmgren (1916) in den Palpen und Antennen von *Nereis*. Diese primären Sinneszellen sind entweder isoliert oder treten in Gruppen zu besonderen Hautsinnesorganen zusammen (über das ungleichartige Vorkommen der isolierten Sinneszellen und der Hautsinnesorgane vgl. die obengenannten Arbeiten von Retzius und Nilsson).

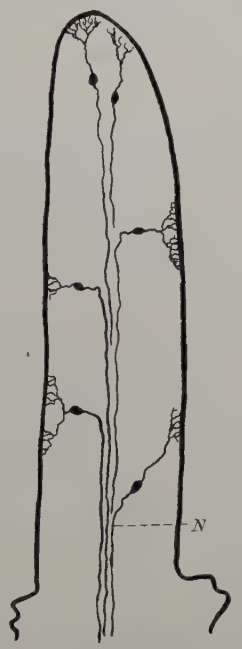


Abb. 7. Mit Silber imprägnierte Zellen mit freien, im Epithel verzweigten Nervenendigungen aus der medialen Antenne von *Sthenelais picta*. *N* = medialer Nerv der Antenne.

Isolierte primäre Sinneszellen habe ich auch in der unpaaren Antenne von *Sthenelais* gefunden (Abb. 6), wo diese mit ihren peripheren Fasern

in kleinen Vorsprüngen der Kutikula enden, während ihre proximalen Nervenfasern in den distal unpaaren Nerven (*N*, Abb. 7) hineinziehen, der in der Mitte der Antenne verläuft. Proximalwärts spaltet sich dieser Nerv in zwei Zweige und endet im Gehirn mit paarigen Wurzeln. Aber außerdem habe ich in der Haut derselben Antenne frei im Epithel endende Nervenfasern gesehen (Abb. 7), von demselben Typus, der früher von Retzius (1892) in den Borstensäcken der Parapodien von *Nereis* und (1895) in der Kopfhaut derselben Art, von Wallengren (1901) im Epithel der Proboscis von *Glycera* und von Nilsson (1912) in den Parapodienlappen und Cirrhen von *Petta* gesehen wurde. Nilsson hat dabei die Beobachtung gemacht, daß diese Nervenendigungen wenigstens teilweise mit einem supraepithelialen, unmittelbar unter der Kutikula gelegenen Nervennetze in Verbindung stehen, ein Verhältnis, das ich jedoch nicht mit Sicherheit bei *Sthenelais* feststellen konnte. Ein solches subkutikulares Netz von feinen Nervenfasern ist indessen von mir selbst (1925b) in den Fühlern von *Helix* und von Dechant (1906) bei den Oligochäten gefunden worden.

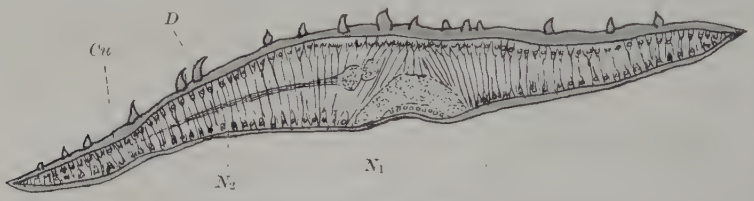


Abb. 8. Querschnitt durch eine Elytre von *Sthenelais picta*. *Cu* = Cuticula; *D* = Dorne von der Dorsalseite der Elytre; N_1 = in die Elytre eintretender Hauptnerv; N_2 = Seitenzweig desselben.

Zuletzt muß ich eine Beobachtung über die Innervation der Elytren von *Sthenelais* mitteilen, trotzdem sie nicht mit spezifischen Nervenfärbemethoden gemacht wurde, da diese Beobachtung bei einem Vergleich mit der Innervation der Sinneshaare der Arthropoden von großem Interesse ist. Schon Ehlers (1864) hat vor 62 Jahren eine staunenswert genaue Beschreibung der Innervation der Elytren von *Polynoe* gegeben, indem er fand, daß ein in der Achse des Trägers der Elytre eintretender Nerv sich wiederholt dichotomisch teilte, wonach seine terminalen Verzweigungen die kleinen Knöpfe, mit denen die Oberfläche der Elytre besetzt ist, innervierten.

Der von Ehlers beschriebene Nerv und seine Verzweigungen können auch sehr deutlich bei *Sthenelais* (N_1, N_2, Abb. 8) beobachtet werden, wo die Nervenfasern scharf in dem feinfaserigen Gewebe (*Fg*, Abb. 9) hervortreten, das den Hohlraum der Elytre ausfüllt. Die von Ehlers bei *Polynoe* erwähnten „Knöpfe" treten bei *Sthenelais* in der Gestalt von kleinen hohlen Dornen auf (*D*, Abb. 8, 9), deren Höhlung den distalen plasmatischen Teil einer Sinnesnervenzelle (*Sz*, Abb. 9) enthält.

Der proximale, den Kern enthaltende Teil derselben liegt unmittelbar unter dem Dorn und steht mit dem distalen durch eine feinere, die Kutikula durchbohrende, plasmatische Faser in Verbindung. Nach innen gibt die Sinneszelle eine Nervenfaser ab, die in einer der zahlreichen Nervenzweige der Elytre (N_2, Abb. 8, 9) hineinzieht. Die soeben beschriebene Sinneszelle wurde von EHLERS nicht gesehen, da er nur Totalpräparate der Elytre untersuchte. Obgleich ich die jetzt abgeschlossene Beschreibung der Innervation der Dornen der Elytren nicht mit spezifischen Nervenfärbemethoden bestätigt erhalten konnte, da ich die fraglichen Nerven niemals imprägniert fand, glaube ich, daß sie gänzlich korrekt ist. Auf Grund des lockeren Baues des faserigen Gewebes der Elytre treten nämlich die fraglichen Zellen und die verschiedenen Fasern der Nerven (N_2, Abb. 9) schon an gewöhnlichen Präparaten sehr deutlich hervor.

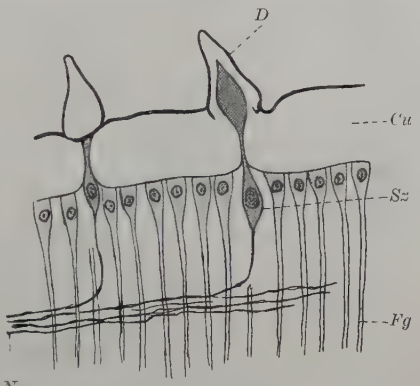


Abb. 9. Querschnitt durch die dorsale Partie einer Elytre von *Sthenelais picta* bei stärkerer Vergrößerung. *Cu*, *D*, N_2 = Abb. 8; *Fg* = faseriges Gewebe der Elytre; *Sz* = Sinneszelle des Dornes *D*.

Die Dornen der Elytren von *Sthenelais* müssen der obenstehenden Beschreibung gemäß als eine Art von Vorstufe zu den Sinneshaaren der Arthropoden betrachtet werden. Nach einer Auffassung (vgl. PLATE 1922, S. 28) sollen bei den Arthropoden Sinneszellen vorkommen, die zugleich die zugehörigen Haare ausgeschieden haben, wie es die obengenannten Sinneszellen von *Sthenelais* aller Wahrscheinlichkeit nach getan haben — sie sollten also gleichzeitig Sinneszellen und trichogene Zellen sein, weshalb ich sie *trichogene Sinneszellen* nennen möchte. Wie aber PLATE hervorhebt, kommen solche Zellen sicherlich nicht bei den Arthropoden vor, sondern die Haare und Borsten der letztgenannten Tiere werden von besonderen trichogenen Zellen gebildet, welche sie ursprünglich ganz erfüllen, aber später distal degenerieren und nur bis zur Basis reichen. Die letztgenannte Art von Sinneshaaren kann indessen meiner Meinung nach aus der bei *Sthenelais* vorkommenden Art gebildet sein, indem zuerst einige angrenzende Epithelzellen sich mit der trichogenen Sinneszelle (*Sz*, Abb. 9) assoziierten, um den größer werdenden Dorn zu bilden, welche Aufgabe später gänzlich von den fraglichen Epithelzellen übernommen wurde, während die ursprüngliche trichogene Sinneszelle ihre trichogene Aufgabe verlor und also in eine gewöhnliche, ein Sinneshaar innervierende Sinnesnervenzelle verwandelt wurde, wie solche bei den Arthropoden mehrmals beschrieben worden

sind. Dabei ist es charakteristisch, daß der distale Ausläufer der trichogenen Sinneszelle von *Sthenelais* in den Hohlraum des Dornes hineinreicht, gerade wie die die Sinneshaare der Arthropoden innervierenden distalen Nervenfasern der primären Sinneszellen es tun (vgl. Hanström 1925, S. 239 und 1926, S. 148, daneben Gicklhorn-Keller 1926, S. 282 und 289).

Familie Nereidae.

Die Nereiden wurden oft auf den Bau des Nervensystems untersucht. So wurde das Gehirn verschiedener *Nereis*-Arten von Haller (1886), Retzius (1895), Racovitza (1896), Hamaker (1898), Langdon (1900) und Holmgren (1916) beschrieben. Dabei wurde der Bau der Corpora pedunculata, die bei den Nereiden sehr viel kleiner als bei den Aphroditiden sind, besonders von Haller, Racovitza und Holmgren berücksichtigt; schon Ehlers (1864) hatte übrigens die Corpora pedunculata bei *Nereis cultrifera* gefunden und als „Nervenkörner" bezeichnet, die er in folgender Weise beschreibt:

„Diese Nervenkörner sind ziemlich gleichmäßig, 0,004 mm große, stark lichtbrechende, runde Scheiben. Sie liegen gleichmäßig dicht, nicht sehr gedrängt, doch ohne eine besondere Zwischensubstanz; an manchen Stellen konnte ich deutlich in ihre Schicht den Eintritt von Fasern verfolgen, welche aus den Faserzügen der Schlundkommissuren stammten."

Diese von Ehlers gemachte gute Beschreibung der Corpora pedunculata von *Nereis cultrifera* 1864 bildet die erste Entdeckung dieser Gehirnorgane bei den Polychäten, nachdem Dujardin sie 1850 bei den Insekten zum erstenmal beschrieb.

Unter den Nereiden habe ich selbst *Nereis virens* von Woods Hole und Kristineberg und *Nereis pelagica* von dem letztgenannten Fundort untersucht; von diesen wurde *Nereis virens* auch vermittelst der Golgi-Methode behandelt. *Nereis* hat vier epitheliale Blasenaugen, zwei große gegliederte Palpen und zwei Antennen. Die von dem hinteren Teil des Kopflappens ausgehenden jederseits vier Fühlercirrhen (Kopfcirrhen) gehören nach Hempelmann (1911) und anderen zu somatischen Segmenten und werden nicht von dem Gehirn innerviert.

Der allgemeine Bau des Nereidengehirns kann durch Abb. 10 einigermaßen erläutert werden; für nähere Details verweise ich doch auf Holmgrens sehr genaue Beschreibung des Gehirns von *Nereis diversicolor*. Die Gestalt der Stiele der letzterwähnten Art ist auf S. 550 in dieser Arbeit auch nach Holmgren beschrieben. Indessen hat meine Untersuchung gezeigt, daß die Corpora pedunculata der Polychäten nicht einmal bei den Arten derselben Gattung in ganz ähnlicher Weise gebaut sind, da sie sowohl betreffs der relativen Größe, wie betreffs der Gestalt variieren. So hat *Nereis virens* sehr viel kleinere Corpora pedunculata

als *Nereis pelagica*, welche letztgenannte Art mit *Nereis diversicolor* übereinstimmen dürfte oder sie in dieser Hinsicht an Größe ein wenig übertrifft.

Die Stiele sind bei den von mir untersuchten Arten, *Nereis virens* und *N. pelagica*, von prinzipiell demselben Bau wie bei *N. diversicolor*. Doch scheint es mir, als ob kleine Faserbündel sowohl die verschmolzenen Stiele I und II (Bezeichnungen von Holmgren) der vorderen Globuli, wie die Stiele III *a* und III *b* des hinteren Globulus mit den entsprechenden Stielen der entgegengesetzten Gehirnhälfte vereinten. Die Ver-

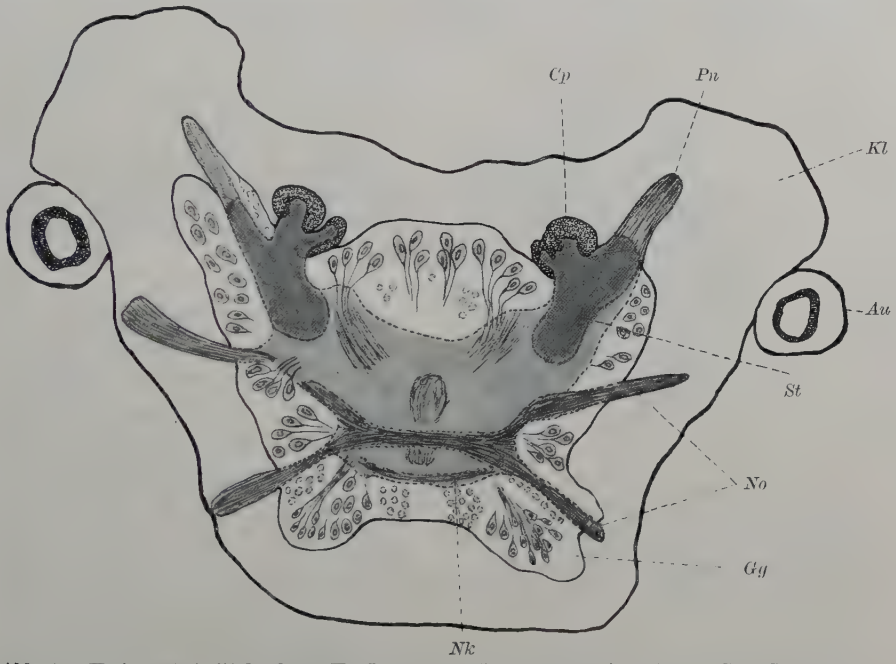


Abb. 10. Horizontalschnitt durch den Kopflappen von *Nereis virens*. *Au* = Augen; *Cp* = Corpora pedunculata; *Gg* = Ganglienzellenschicht des Gehirns; *Kl* = Kopflappen; *Nk* = Nuchalkommissur; *No* = vordere und hintere Sehnerven mit Querkommissur; *Pn* = Palpennerven; *St* = Stiel.

schiedenheiten, die bei den Corpora pedunculata der Nereiden existieren, betreffen also außer der Größe die Ganglienzellenschicht, die bei *N. virens* in mehr als drei Gruppen zersprengt ist, bei *N. pelagica* nur zwei enthält. Da die Bauverhältnisse der Stiele indessen mit *N. diversicolor* übereinstimmen, dürften die zahlreicheren Zellengruppen von *N. virens* zusammen den drei Gruppen von *N. diversicolor* entsprechen, während die beiden vorderen Globuli der letztgenannten Art deutlich von dem einheitlichen großen vorderen Pilzhut von *N. pelagica* vertreten wird.

Holmgren fand, daß die Methylenblaumethode die Globulizellen nicht tingierte, auch wenn andere Teile des Gehirns gut gefärbt wurden.

Retzius (1895) bildet auch die Corpora pedunculata nach einem Methylenblaupräparate nur als die „vorderen Haufen grober Körner" ab, in der nur die Zellkörper, nicht aber die Fasern derselben deutlich hervortreten. Mit der Golgi-Methode gelang es aber Holmgren Neuronbilder der Stiele zu erhalten (vgl. S. 551), und bei *Nereis virens* habe ich gefunden, daß die Golgi-Methode oft die Globuli färbte, wenn der Rest des Gehirns sogar gänzlich farblos war. Dabei stellte ich gleichzeitig fest, daß Hallers (1889) Angabe, daß die Globulizellen multipolar[1]) sind — wie zu erwarten — nicht korrekt ist; die erhaltenen Neuronbilder (Abb. 11) waren nämlich von prinzipiell demselben Aussehen wie die bei *Sthenelais* gefundenen (Abb. 4, 5). Auch die Verbindungen mit den Palpennerven vermittelst der Palpenglomeruli (*Pf*, *Pg*, Abb. 11) und die schon von Ehlers (1864) beobachteten Verbindungen mit den Schlundkonnektiven traten in den Präparaten deutlich hervor.

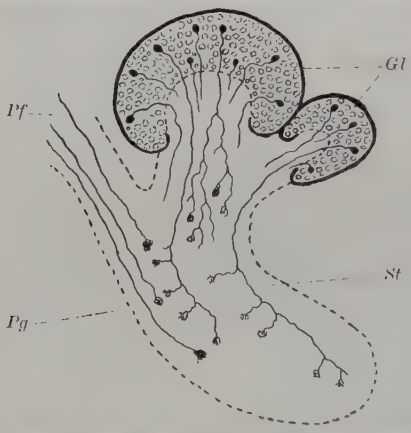


Abb. 11. Mit Silber imprägnierte Neurone aus den Corpora pedunculata von *Nereis virens*. *Gl* = Ganglienzellen der Corpora pedunculata; *St* = Stiele derselben; *Pf* = sensible Fasern der Palpennerven, die in dem Gebiet der Palpenglomeruli, *Pg*, mit den Dendriten der Globulizellen verbunden werden.

Fam. Nephthydidae.

Das Gehirn von *Nephthys* ist von Pruvot (1885) und Meyer (1888) beschrieben, wobei Pruvot Bildungen, ähnlich den Corpora pedunculata, gefunden haben soll. Ich habe bei Woods Hole *Nephthys ingens*, bei Kristineberg eine nicht näher bestimmte *Nephthys*-Art untersucht.

Nephthys hat einen Kopflappen von kurz rektangulärem Bau, der mit vier Antennen, aber keinen Palpen versehen ist. Nach Benham (1910) sollten die letztgenannten aber vielleicht von unbedeutenden Lappen an den Seiten des Mundes vertreten werden. Die meisten Nephthydiden sind blind, so *Nephthys ingens*, aber die von mir bei Kristineberg untersuchte Art hat innerhalb der hinteren lateralen Ganglienzellenschicht des Gehirns jederseits zwei kleine invertierte Pigmentbecherocellen, die aus je zwei Sehzellen und einer Pigmentzelle zusammengesetzt sind, und wie die Naupliusaugen der Crustaceen unter Bildung eines X-förmigen Pigmentfleckes aneinander stoßen.

Das Gehirn von *Nephthys* hat dieselbe Gestalt wie der Kopflappen

[1]) Auch Bernert (1926) glaubt, daß die Globulizellen von *Hermione* multipolar seien; aber dieser Autor hat ebenfalls keine spezifischen Nervenfärbungsmethoden gebraucht.

und ist also ungewöhnlich weit von vorn nach hinten ausgedehnt (Abb. 12). Die Ganglienzellenschicht ist ziemlich einförmig gebaut; bei *Nephthys ingens* habe ich jedoch Globulizellen gefunden (*Gl*, Abb. 12), die hier eine ziemlich breite Partie der dorsolateralen Ganglienzellenschicht bilden. Von Stielen und dazugehörigen Glomeruli konnte ich aber keine Spuren finden, da das Neuropilem überall dasselbe Aussehen hat, so daß kein Teil desselben durch größere Färbbarkeit oder dichtere Struktur von dem übrigen abweicht. Daß die soeben erwähnten Ganglienzellen doch mit den Globulizellen der Nereiden-Aphroditiden homolog sind, geht deutlich aus ihrem Aussehen und ihrer dorsolateralen Lage hervor. Sie erinnern nämlich vollständig in Dimensionen, Färbbarkeit und Chromatinhalt an Globulizellen, und obgleich die ganze betreffende Ganglienzellengruppe wie das Gehirn selbst von den Seiten abgeplattet erscheint, senden die Ganglienzellen ihre Neuriten bündelweise ins Neuropilem hinein. Diese Faserbündel sind aber nicht besonders färbbar, *weshalb bei Nephthys ingens deutlich Corpora pedunculata ohne morphologisch erkennbare Stiele existieren*, ein Verhältnis, das jedoch nicht unerklärlich erscheint. Es wurde nämlich früher bei der Behandlung der Aphroditiden hervorgehoben, wie außerordentlich die Palpenglomeruli dieser Polychäten an die Antennalglomeruli der Arthropoden erinnern — nach Holmgren (1916) sind sie auch homologe Organe. Diese Theorie wird auch durch meine Golgi-Präparate bestätigt (Abb. 5, 11), die beweisen, daß die sensiblen Fasern der Palpennerven der Polychäten mit dichten Endbäumchen in den Palpenglomeruli enden, gerade wie die Sinnesnervenzellen der Antennulen der Crustaceen in den Antennalglomeruli enden (vgl. Hanström 1925 *a*). Wenn aber die Antennulen der Crustaceen rudimentär werden, wie bei den Onisciden, verschwinden auch mit den Sinneshaaren der Antennulen vollständig die Antennalglomeruli, so daß das Gehirn der erwachsenen Onisciden nur aus dem Proto- und Tritocerebrum besteht — das Deuterocerebrum ist verschwunden (vgl. Hanström 1924). Bei den Nephthydiden hat deutlich eine ähnliche Veränderung stattgefunden, indem bei der Rückbildung der Palpen auch die Palpenglomeruli verschwunden sind — und da die Verbindungen zwischen Palpennerven und Corpora pedunculata bei

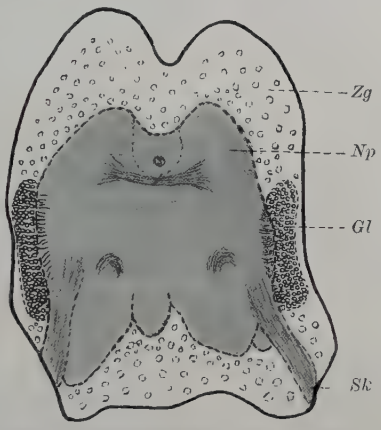


Abb. 12. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Nephthys*. *Gl* = Ganglienzellen der Corpora pedunculata: *Np* = Neuropilem des Gehirns; *Sk* = vordere Wurzel der Schlundkonnektive; *Zg* = zerstreute Ganglienzellen des Gehirns, die in einer dicken Neurogliaschicht eingelagert sind.

den Polychäten viel intimer als zwischen Antennennerven und Corpora pedunculata bei den Arthropoden sind, unterlagen dabei auch die Stiele der letztgenannten Organe von *Nephthys* einer Rückbildung.

Die Rückbildung der Corpora pedunculata, die bei *Nephthys ingens* beobachtet werden kann, ist bei der *Nephthys*-Art von Kristineberg noch weiter gegangen. Die Ganglienzellenschicht derselben ist nämlich noch einförmiger gebaut als bei *N. ingens* — die einzigen Differenzierungen sind einige große plasmatische Zellen, die im vorderen Teil des Gehirns in der Nähe der vorderen Schlundkonnektive liegen und die wahrscheinlich Notochordzellen sind, und weiter in der dorsolateralen Ganglienzellenschicht einige wenige kleine chromatinreiche Zellen, die vielleicht beim Vergleich mit *Nephthys ingens* als ein Rest der Globulizellen der Corpora pedunculata erklärt werden können.

Fam. Eunicidae.

Das Gehirn verschiedener Euniciden ist von Spengel (1881), Pruvot (1885), Jourdan (1887), Pruvot-Racovitza (1895) und Heider (1923, 1925) untersucht. Selbst habe ich *Leodice norvegica*, *Leodice Gunnéri* und *Hyalinoecia tubicola* von Trondhjem, *Diopatra cuprea* von Woods Hole und *Lumbrinereis fragilis* von Kristineberg geschnitten.

Innerhalb dieser Familie variieren die Sinnesorgane des Kopflappens sehr an Anzahl und Ausbildung. *Leodice* hat Palpen, zwei epitheliale Blasenaugen und fünf Antennen, *Hyalinoecia* Palpen, zwei epitheliale Becheraugen, fünf Antennen, aber dazu zwei kleine frontale „Palpen", die vom Vorderrande des Prostomiums ausgehen; *Diopatra* ist blind, hat aber ebenfalls Palpen und fünf große Antennen, während *Lumbrinereis* schließlich, welche Gattung auch blind ist, dem Äußeren nach nicht nur jegliche Antennen, sondern auch Palpen entbehrt.

Trotzdem die Ausbildung der Kopfanhänge so beträchtlich wechselt, ist das Gehirn der verschiedenen untersuchten Arten der Hauptsache nach von demselben Bau (Abb. 13). Die beiden blinden Arten entbehren natürlich die sehr unbedeutenden lateralen Ausbuchtungen des Gehirns, in denen die kleinen Sehzentren bei *Leodice* und *Hyalinoecia* liegen, aber die Abwesenheit der Palpen und Antennen bei *Lumbrinereis* hat einen erstaunend geringen Einfluß auf die Gestalt des Gehirns, das bei den Euniciden von einem besonderen Typus ist, der sich zuerst nur schwer mit den Gehirnen der früher behandelten Familien vergleichen läßt.

Der vordere Teil des Gehirns von *Leodice*, *Hyalinoecia* und *Diopatra* ist von zahlreichen Ganglienzellen bekleidet, die meistens ziemlich klein und chromatinreich sind, weshalb sie den Zellen der Corpora pedunculata gleichen. Diese kleinen Zellen befinden sich aber nicht nur in dem Palpenteil des Gehirns (*GI*, Abb. 13 *A*), sondern strecken sich auch nach

oben, nach der Gegend, wo die Antennennerven (T_1, T_2, T_3) ins Gehirn hineintreten. Sie senden auch ihre Neuriten bündelweise ins Neuropilem hinein, liegen aber nicht so dicht aneinander wie in den Corpora pedunculata der Nereiden-Aphroditiden, und obgleich das Neuropilem von

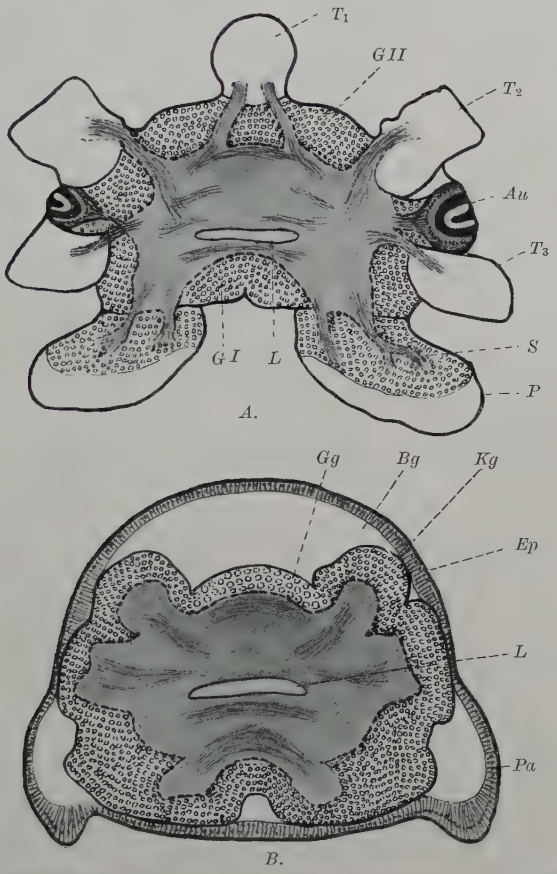


Abb. 13. *A.* Querschnitt durch das Gehirn von *Hyalinoecia tubicola*. Au = Augen; GI = Ganglienzellenschicht der Palpenregion; GII = Ganglienzellenschicht der Antennenregion; L = Gehirnspalte; P = Palpen; S = Sinneszellenschicht der Palpen; T_1 = unpaare Antenne; T_2, T_3 = paarige Antennen. *B.* Querschnitt durch den entsprechenden Teil des Gehirns von *Lumbrinereis fragilis*. Bg = von Bindegewebe und Muskeln gefüllter Raum des Kopflappens; Ep = Epithel; Gg = dorsale, großzellige Partie der Ganglienzellenschicht; Kg = kleinzellige Partie der Ganglienzellenschicht; L = Gehirnspalte; Pa = rudimentäre Palpen (?).

ziemlich dichter Struktur ist, können keine Stiele oder besondere Glomerulibildungen in demselben entdeckt werden. Die Abwesenheit der Palpenglomeruli ist dabei besonders auffallend, da die Palpen jedoch sowohl bei *Leodice* wie bei *Hyalinoecia* morphologisch gut entwickelt sind und zahlreiche Sinneszellen (*S*, Abb. 13 *A*) und deutliche Palpennerven besitzen.

Das Neuropilem des vorderen Teiles des Gehirns ist also überall ziemlich gleichförmig gebaut, und in diesem enden die sensiblen Fasern der Palpen und der fünf Antennen, die beinahe in derselben Querschnittsebene ins Gehirn eintreten (Abb. 13 *A*). Ein eigentlicher Palpennerv ist, wie Heider (1925) für *Eunice torquata* angibt, nicht zu erkennen, sondern die Palpen sind mit mehreren Nerven versehen. Die unpaare Antenne (T_1, Abb. 13 *A*) hat auch paarige Nerven. Die zwei ersten von Racovitza (1896) aufgestellten Regionen des Polychätengehirns (Cerveau antérieur und Cerveau moyen) sind also bei den Euniciden strukturell einander ähnlich — die Palpenpartie wird jedoch von einer Querspalte (*L*, Abb. 13) von der Antennenpartie ungefähr abgegrenzt. Bei *Leodice* befindet sich die vorderste Partie der Palpenregion sogar innerhalb der Basis der Palpen (Abb. 14), so daß die Ganglienzellen dieses Gehirnteils (*G*) nur unscharf gegen das Sinnesepithel der Palpenbasis abgegrenzt sind. Der hintere Teil des Gehirns ist weit ausgezogen, mit dem Nuchalorgan verbunden und entspricht somit dem Cerveau postérieur Racovitzas.

Der jegliche Anhänge entbehrende Kopflappen von *Lumbrinereis* ist lang und spitz kegelförmig ausgezogen. In einiger Entfernung von der Spitze treten Ganglienzellen zwischen den zahlreichen, in und unter dem Epithel des Kopflappens gelegenen Sinnesnervenzellen auf und nehmen bald an Anzahl zu, eine dicke Schicht von kleinen, chromatinreichen Zellen bildend, hinter welcher das Neuropilem des Vorderhirns von derselben Struktur wie bei den drei erstbeschriebenen Arten liegt. Ein Querschnitt durch diese Gehirnpartie (Abb. 13 *B*) zeigt, daß, obgleich *Lumbrinereis* alle die Nerven entbehrt, die bei *Leodice*, *Hyalinoecia* und *Diopatra* in den vorderen Teil des Gehirns eintreten, das Gehirn im übrigen ganz dieselbe Gestalt wie bei diesen Arten hat. Daß es dieselbe Gehirnpartie ist, die in den Abb. 13 *A* und 13 *B* abgebildet wird, geht daraus hervor, daß mit Ausnahme der Abwesenheit der Nerven bei *Lumbrinereis* die Gestalt des Gehirns, die Histologie der Ganglienzellenschicht und des Neuropilems und die Lage der Querspalte (*L*) ganz dieselben sind. Ich glaube, daß man aus diesem Umstand mit großer Gewißheit den Schluß ziehen kann, daß bei der Rückbildung der Antennen und Palpen von *Lumbrinereis* ihr Inhalt von Sinneszellen jedoch nicht verschwand, sondern daß diese in den kegelförmigen Kopflappen zurückgezogen wurden, wobei die früheren kompakten Nerven der Kopfanhänge verschwanden und von den zahlreichen feinen Bündeln von proximalen Ausläufern der Sinnesnervenzellen ersetzt wurden, die man im Kopflappen von *Lumbrinereis* direkt zwischen den Ganglienzellen der vorderen Zellenschicht ins Neuropilem hineinziehen sehen kann.

Der oben gegebene Vergleich zwischen den Gehirnen der mit mehreren

Kopfanhängen versehenen Gattungen *Leodice*, *Hyalinoecia* und *Diopatra* und dem Gehirn der jegliche Anhänge entbehrenden Gattung *Lumbrinereis* ist aber von keinem besonderen Interesse bei dem Suchen nach den Corpora pedunculata im Eunicidengehirn. Wie oben hervorgehoben wurde, können keine Stiele oder abgegrenzte Glomeruli im Gehirn der untersuchten Euniciden nachgewiesen werden — die Ganglienzellen sind zwar von einem kleinen und chromatinreichen Typus, aber dies ist im ganzen Vorderhirn der Fall, und kein besonderer Teil desselben kann als ein abgegrenztes Globuligebiet bezeichnet werden. Auf Grund Pruvots (1885) Arbeit behauptet Racovitza (1896),



Abb. 14. Querschnitt durch die Basis der Palpen und den Vorderteil des Gehirns von *Leodice norvegica* mit darin eingezeichneten Neuronbildern. *G* = Palpenregion des Gehirns (entspricht *G I*, Abb. 13 *A*); *L* = Gehirnspalte; *P* = Basis der Palpen.

daß bei dem Euniciden *Staurocephalus* Corpora pedunculata gefunden werden sollten. Diese Gattung leitet aber durch den Besitz von vier Augen, zwei Palpen und zwei Antennen deutlich zu den Nereiden über, die unzweifelhafte Corpora pedunculata haben. Außerdem ist es sehr schwer nach Pruvots zwar in sich ausführlichen Beschreibungen das Vorhandensein oder die Abwesenheit von Corpora pedunculata bei den von ihm untersuchten Arten zu konstatieren, da seine Schnittabbildungen immer sehr schematisiert vorfallen. Daß ich indessen für das Vorhandensein von in der Entwicklung begriffenen Corpora pedunculata bei den von mir untersuchten Euniciden eintreten will, beruht auf meine mit der Golgi-Methode gemachten Befunde.

Mit der Silbermethode erhielt ich nämlich bei *Leodice* einige ziemlich gute Präparate (Abb. 14), die beweisen, daß die Beziehungen zwischen

den kleinen chromatinreichen Ganglienzellen des vorderen ventralen Gehirnteils und den Sinneszellen der Palpen dieselben wie zwischen den Globulizellen der Aphroditiden-Nereiden und den Palpennervenfasern sind. Die betreffenden Ganglienzellen (*G I*, Abb. 13 *A*; *G*, Abb. 14) sind nämlich wenigstens im vorderen ventralen Gebiet des Gehirns Assoziationszellen, deren Dendriten mit den proximalen Nervenfasern der Palpensinneszellen in derselben Weise kombiniert werden wie die der Globulizellen von *Nereis* und *Sthenelais* (Abb. 5, 11). Die einzige Verschiedenheit ist die, daß die Kombination der Dendritenverzweigungen bei den letztgenannten Arten in umschriebenen kleinen Glomeruli stattfindet, was bei *Leodice* nicht der Fall ist, wo die Kombination in einem größeren, nicht von dem übrigen Neuropilem scharf begrenzten Gebiet des Cerveau antérieur vor sich geht. Da also keine Glomeruli und auch keine Stiele in diesem Gehirnteil der Euniciden zu finden sind und der ganze Cerveau antérieur von derselben Struktur ist, können die Corpora pedunculata der Aphroditiden-Nereiden natürlich nicht unbedingt mit dem Palpengehirn (dem Cerveau antérieur) der Euniciden homologisiert werden. Daß ich jedoch in diesem Zusammenhang von Corpora pedunculata in Entwicklung zu sprechen wage, beruht also auf folgenden Umständen. Die Ganglienzellen des Cerveau antérieur der Euniciden und der Corpora pedunculata der Aphroditiden-Nereiden sind von beinahe demselben Aussehen (klein und chromatinreich); die Corpora pedunculata haben bei allen mit solchen Organen versehenen Polychäten ihren Platz im Cerveau antérieur, und die Relationen zwischen den Ganglienzellen des Cerveau antérieur von *Leodice*, bzw. den Globulizellen von *Nereis* und *Sthenelais*, und den Sinneszellen der Palpen sind bei den erwähnten Familien dieselben.

Daß ich bei den Euniciden nicht wie bei *Nephthys ingens* von Corpora pedunculata in Degeneration spreche, kommt davon, daß bei *Nephthys* die Globulizellengruppen deutlich begrenzt sind (Abb. 12) und trotzdem keine Stiele oder Glomeruli besitzen, während die vollständige Verkümmerung der Palpen dieser Art eine natürliche Erklärung des partiellen Degenerierens der Corpora pedunculata gibt; bei *Leodice*, *Hyalinoecia* und *Diopatra* sind die Palpen zwar nicht von derselben Gestalt wie bei den Aphroditiden-Nereiden, sondern polsterförmig, aber wenigstens bei *Leodice* und *Diopatra* groß und immer mit zahlreichen Sinneszellen versehen.

Meiner Meinung nach haben die Corpora pedunculata der Polychäten sich also aus einem „Cerveau antérieur" von dem Bau entwickelt, der bei den Euniciden vorkommt. Dies hat wahrscheinlich in der Weise stattgefunden, daß die Ganglienzellen sich noch schärfer differenzierten, wobei die kleinsten sich in begrenzte Globuli zusammenschlossen, deren Neuriten sich bündelweise ins Neuropilem unter Bildung von Stielen

begaben. Aus der Kombination zwischen den Dendritenkörbchen der Globulizellen und den proximalen Endbäumchen der Palpensinneszellen entstanden die Palpenglomeruli, die den Assoziationen der von den Palpensinnesorganen vermittelten Empfindungen dienten. Bei weiterer Ausfaltung der assoziativen Funktionen durch Entwicklung von Faserverbindungen mit anderen Gehirn- und Bauchmarkszentren wurden die Corpora pedunculata schließlich die wichtigsten Assoziationszentren des Polychätengehirns.

Eine andere Art der Entstehung der Corpora pedunculata wäre wohl denkbar, nämlich aus Sinneszellengruppen der „Aire palpaire" Racovitzas, die sich in Ganglienzellen verwandelten. Holmgren (1916) hat auf Grund seiner Studien des Nereidengehirns eine ähnliche Theorie für die Ausbildung des Zentralkörpers der Arthropoden aus der Nuchalkommissur der Polychäten aufgestellt, und Verwandlungen von Sinneszellen in Ganglienzellen scheinen tatsächlich während embryologischer Untersuchungen wahrgenommen worden zu sein (vgl. Fortuyn 1920, S. 9 und Plate 1922, S. 375). Für eine solche Theorie könnte zwar auch die histologische und zytologische Ähnlichkeit zwischen Sinneszellen und Globulizellen bei Evertebraten angeführt werden (vgl. Hanström 1925 b, S. 184), aber obgleich auch ich der Theorie über ein ursprüngliches phylogenetisches Entstehen der Ganglienzellen aus Sinneszellen huldige (Hanström, 1925 b, S. 186), glaube ich nicht, daß diese Theorie unmittelbar auf die Entwicklung eines hochdifferenzierten Assoziationszentrums wie der Corpora pedunculata der Polychäten bezogen werden kann. Es erscheint mir viel glaubwürdiger, diese spezialisierten Gehirnorgane aus schon wie Ganglienzellen und nicht wie Sinneszellen funktionierenden Elementen herzuleiten. Aber nur Untersuchungen über die Ontogenie der verschiedenen Gehirnteile von Polychätenlarven können hierüber einen sicheren Aufschluß geben.

Fam. Glyceridae.

Schon Ehlers (1864) gibt eine überraschend genaue Abbildung der Konturen des eigentümlich gestalteten prostomialen Nervensystems der Glyceriden; dann hat Gravier (1898) eine ausführliche Beschreibung der Form und Histologie desselben Organs gegeben, während Jourdan (1891), Wallengren (1901) und Retzius (1902) das periphere Nervensystem der Proboscis untersuchten.

Die Gattung *Glycera* wird durch den langen, kegelförmigen, geringelten Kopflappen charakterisiert, an dessen Ende vier sehr kleine Antennen (?) gefunden werden. An der Wurzel des Kopflappens sollen nach Benham (1910) zwei kleine Palpen vorhanden sein; bei der von mir untersuchten Art *Glycera dibranchiata* von Woods Hole konnte ich indessen gar keine palpenartigen Bildungen da finden, und Gravier

(1898) erwähnt bei *Glycera convoluta* keine. Die Gattung *Glycera* entbehrt Augen.

Vom Gehirn gehen dorsal ein unpaarer vorderer und zwei kleine laterale Nerven aus, mehr ventral nach vorn die Konnektive des Nervensystems des Kopflappens (Abb. 15; *K*, Abb. 17) und nach hinten ein doppelter Nerv (*Np*, *Nn*, Abb. 17), der nach Gravier (1898) nach der Proboscis und dem Nuchalorgan ziehen sollte, und zuletzt nach unten die Schlundkonnektive. Graviers Angabe über das Innervationsgebiet des hinteren Nerven verdient sicherlich eine Nachprüfung; ich bin auch nicht ganz davon überzeugt, daß ein echtes Nuchalorgan bei *Glycera* vorhanden ist. Die vorliegende Arbeit soll aber vorzugsweise dem in diesem Zusammenhang interessanteren prostomialen Nervensystem gewidmet werden.

Das Gehirn (Abb. 15) hat einen eigenartigen Bau; es ist von einem dicken Neurilemma bekleidet und überall gut vom Körperepithel abgegrenzt. Die Ganglienzellen sind alle sehr groß und plasmatisch; es gibt auch mehrere Riesenzellen, von denen zwei ventral und nach hinten liegende Notochordzellen (*Rz*, Abb. 15; *R*, Abb. 17) sind, die ihre dicken plasmatischen Neuriten durch die Schlundkonnektive nach dem Bauchmark senden. Zwei unbedeutende Gruppen von kleinen chromatinreichen Zellen werden dorsal gefunden — sie haben außer der Kleinheit und ein wenig größerer Färbbarkeit nichts mit den Globulizellen gemein und sind weder mit Stiel- noch mit Glomerulibildungen verbunden. Außerdem scheinen alle Zellen dieser Gruppe bipolar zu sein (*b*, Abb. 16, 17) und stehen mit dem oben erwähnten, hinteren Doppelnerven in Verbindung.

Im Gehirn von *Glycera* können also keine Spuren von Corpora pedunculata nachgewiesen werden. In dieser Hinsicht gab meine Untersuchung folglich ein negatives Resultat, aber mit der Golgi-Methode konnte ich einige interessante Tatsachen betreffs des Baues des prostomialen Nervensystems erzielen, das im Gegensatz zu dem Nervensystem der Proboscis niemals mit spezifischen Nervenfarbenmethoden untersucht worden ist, trotzdem daß das erwähnte Organ bei *Glycera* eine höchst eigenartige Bildung darstellt, die kaum ein Gegenstück bei anderen Polychätenfamilien hat.

Der Kopflappen ist kegelförmig und geringelt und von einer tiefen dorsoventralen Cölomspalte in zwei laterale Hälften geteilt; diese Spalte geht rückwärts nach dem Gehirn (Abb. 15) und wird dorsal und ventral nur von dem Epithel und einer dünnen Wand von Bindegewebe und Quermuskeln überbrückt. Eine kräftige subepitheliale Längsmuskelschicht bildet einen nur dorsal und ventral ein kurzes Stück abgebrochenen Schlauch (*Lm*, Abb. 15) der die lebhafte Beweglichkeit des ganzen Kopflappens bedingt.

Nach innen von der Längsmuskelschicht zieht in der Mitte des Kopflappens an jeder Seite ein gewaltiger Strang von Nervengewebe,

das aus Neuropilem mit eingesprengten Ganglienzellen besteht und lateral mit denjenigen mächtigen Haufen von kleinen, außerordentlich chromatinreichen Sinneszellen (*Sz*, Abb. 15) besetzt ist, die die auffallendsten Züge im Bau des prostomialen Nervensystems von *Glycera*

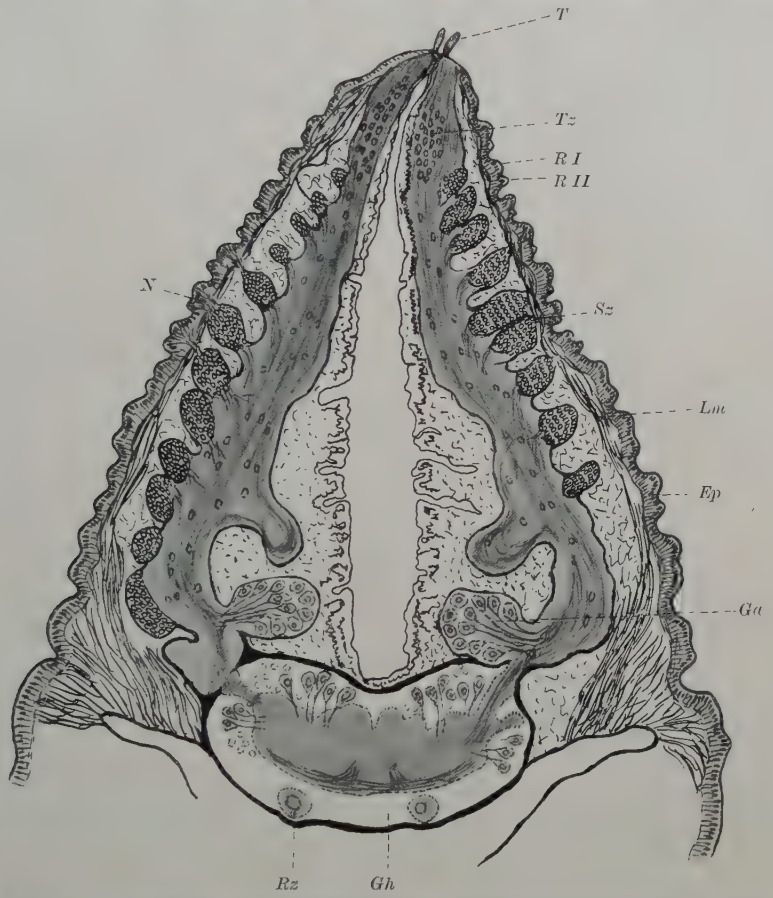


Abb. 15. Horizontalschnitt durch das Gehirn und den Nervenstrang des Kopflappens von *Glycera dibranchiata*. *Ep* = Epithel; *Ga* = Annexganglien des Gehirns; *Gh* = Gehirn; *Lm* = Längsmuskelschicht; *N* = Nerven, die die Sinneszellenhaufen mit dem Epithel verbinden; *R I* = vorderer und *R II* = hinterer Teilringel des Epithels; *Rz* = Neurochordzellen; *Sz* = Haufen von bipolaren Sinneszellen; *T* = Antennen; *Tz* = Gruppe von bipolaren Sinneszellen, die mit den Antennen verbunden sind.

ausmachen. *Diese Haufen stimmen an Anzahl genau mit den Ringeln des Kopflappens überein*, eine Tatsache, die von Gravier nicht beobachtet wurde. Gravier scheint auch zu glauben, daß das prostomiale Nervensystem („Cerveau antérieur" nach Gravier) gänzlich frei vom Epithel sei — dies ist aber nicht der Fall, denn jede Gruppe von Sinneszellen steht durch zwei kurze Nerven mit dem Epithel in intimem Kontakt

(*N*, Abb. 15, 19, 20), *so daß jeder Ringel ein Paar Nerven eines einzigen Sinneszellenhaufens* erhält. An der Spitze des Nervenstranges liegt eine Gruppe von zerstreuteren Sinneszellen, die nicht zu der Reihe der soeben beschriebenen Sinneszellenhaufen gehört. Diese Gruppe (*Tz*, Abb. 15) steht deutlich mit den vier kleinen Antennen (*T*) an der Spitze des Kopflappens in Beziehung. Nach hinten ist der prostomiale Nervenstrang an seiner medialen Seite, bevor er ins Gehirn mündet, mit einem Ganglion ganz anderer Natur (*Ga*, Abb. 15, 16, 17) verbunden, nämlich mit einer Gruppe von großen plasmatischen Nervenzellen von vollständig mit den Gehirnzellen übereinstimmendem Bau. Dieses Ganglion muß als eine Abschnürung vom Gehirn selbst betrachtet werden, die als Verbindungsglied mit dem mächtig entwickelten peripheren Nervensystem des Kopflappens nach vorn gerückt worden ist.



Abb. 16. Neuronbilder aus dem Gehirn von *Glycera dibranchiata*. *a* = große plasmatische unipolare Zellen; *b* = kleinere bipolare Ganglienzellen; *Ga* = Annexganglion. Weitere Erklärung im Texte.

Das eigentliche Gehirn (*Gh*, Abb. 15) wurde von Gravier (1898) als „Cerveau moyen" und der prostomiale Nervenstrang als „Cerveau antérieur" nach Racovitza (1896) bezeichnet. Der nach vorn gerückte Gehirnteil (*Ga*, Abb. 15) wurde von ihm „Ganglion annexe du cerveau moyen" genannt, weshalb ich es auch als das *Annexganglion* bezeichne. Als „Cerveau postérieur" wurde ein kleines, hinter dem Gehirn gelegenes Ganglion bezeichnet, das vermittels des Nerven *Nn*, Abb. 17, mit dem Gehirn vereinigt werden sollte und nach diesem Autor mit einem Nuchalorgan in Beziehung stände. Ob diese Homologisierungen verschiedener Teile des Nervensystems von *Glycera* mit dem Cerveau antérieur, moyen und postérieur anderer Polychäten wirklich aufrecht gehalten werden können, soll weiter unten auseinandergesetzt werden.

Die besten Resultate mit der Golgi-Methode erhielt ich in dem Nervenstrang des Kopflappens, obgleich ich auch da meistens nur Bruchstücke der Neurone imprägniert erhielt. In dem einfach gebauten Gehirn fand ich nur wenige Neurone von Interesse. In Zusammenhang mit dem hinteren ventrolateralen Nerven, der deutlich doppelten Ursprungs ist, fand ich zwei Zellengruppen, eine hintere und ein wenig weiter nach oben gelegene (*a*, Abb. 16), die aus großen, plasmatischen unipolaren Zellen besteht, und eine vordere (*b*, Abb. 16, 17), die aus kleineren bipolaren Zellen zusammengesetzt ist. Die Zellen dieser

Gruppen senden wahrscheinlich alle einen Neuriten (?) in den Nerven hinein und besitzen Dendriten im Gehirn selbst. Der weitere Verlauf der Neuriten konnte leider nicht entschieden werden, so daß ich nicht mitteilen kann, ob die beiden erwähnten Ganglienzellengruppen mit verschiedenen Zweigen des Nerven verbunden sind oder nicht.

Die Zellen des Annexganglions (*Ga*, Abb. 15, 16, 17) sind auch groß, plasmatisch und unipolar und senden nach T-förmiger Verzweigung einen Ast nach dem Gehirn und einen nach dem prostomialen Nerven-

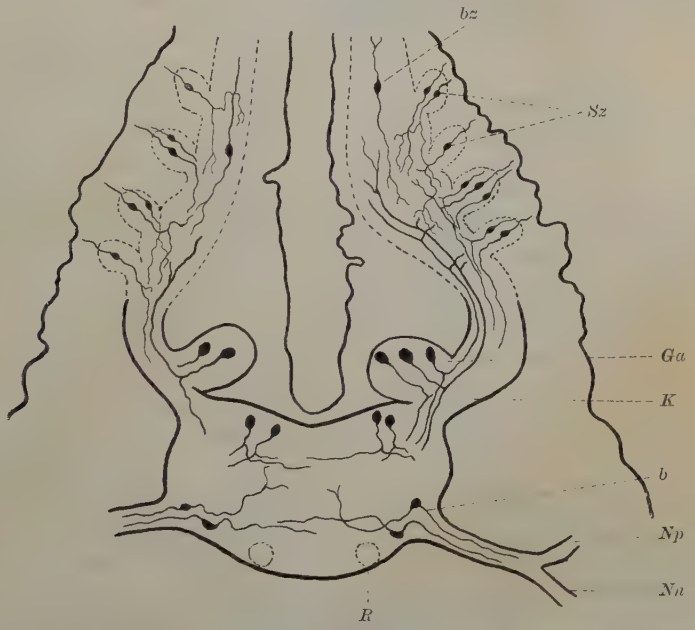


Abb. 17. Horizontalschnitt durch das Gehirn und den Nervenstrang des Kopflappens von *Glycera dibranchiata* mit Neuronbildern. *b* = kleine bipolare Ganglienzellen des Gehirns; *bz* = bipolare Ganglienzellen des Nervenstranges; *Ga* = Annexganglion; *K* = Verbindung zwischen Nervenstrang und Gehirn; *Nn* und *Np* = seitlicher Doppelnerv; *R* = Neurochordzellen; *Sz* = Sinneszellen des Nervenstrangs.

strang. Ob diese Neurone nur eine Verbindung zwischen den beiden letztgenannten Organen vermitteln oder ob sie zugleich eine motorische Funktion im Zusammenhang mit dem hochentwickelten Muskelschlauch (*Lm*, Abb. 15) haben, konnte nicht festgestellt werden. Zuweilen habe ich indessen eine Verzweigung ihrer distalen Fasern innerhalb des Nervenstranges beobachtet (Abb. 17), welcher letztgenannte aus zahlreichen, intim miteinander vermischten Nervenfasern von sowohl gröberen wie kleineren Dimensionen zusammengesetzt ist. Innerhalb des Nervenstranges habe ich zuweilen bipolare Zellen gefunden (*bz*, Abb. 17), die distale und proximale Verzweigungen im Neuropilem desselben be-

sitzen; sie müssen als Assoziationszellen des prostomialen Nervenstranges bezeichnet werden.

Die Sinneszellenhaufen (*Sz*, Abb. 15), die wie früher erwähnt an Anzahl genau mit den Ringeln des Prostomiums übereinstimmen (sie sind nämlich wie die Ringel der von mir untersuchten Exemplare annähernd konstant 14 an der Zahl), werden durch die Längsmuskelschicht vom Epithel getrennt; die Basalmembran des Epithels wird aber nach innen und in der Nähe jedes Sinneszellenhaufens von zwei Nerven durchbrochen (*N*, Abb. 15, 19, 20), die den prostomialen Nervenstrang mit dem Epithel verbindet. Das Vorkommen von zwei Nerven an diesem Ort steht deutlich damit in Beziehung, daß die Ringel des Prostomiums (wie auch Gravier 1898 beobachtet hat) Doppelringel sind. Diese Doppelringel (*RI*, *RII*, Abb. 15, 18, 19) wurden jedoch von Gravier (1898) nicht näher untersucht. Ich fand, daß das Epithel der beiden Teilringel sehr verschieden gebaut ist, indem die Kutikula des hinteren Ringels (*RII*, Abb. 18) dünner als die des vorderen Ringels ist und außerdem an bestimmten Plätzen von plasmatischen Ausläufern des Epithels beinahe gänzlich durchbohrt wird, was auf das Vorkommen von epithelialen Sinneszellen hindeutet.



Abb. 18. Horizontalschnitt durch das Epithel des Kopflappens von *Glycera dibranchiata*. *Cu* = Cuticula; *Ep* = Epithelzellen; *RI* und *RII* = vorderer und hinterer Teilringel.

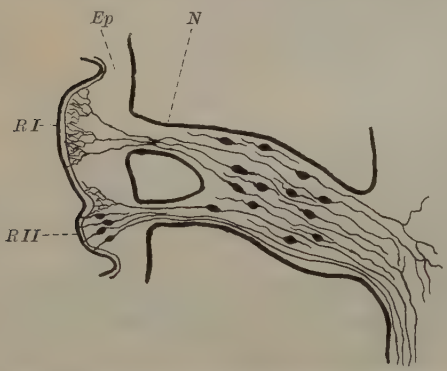


Abb. 19. Horizontalschnitt durch einen Sinneszellenhaufen des Kopflappens von *Glycera dibranchiata* mit Neuronbildern. *Ep* = Epithel; *RI* und *RII* vorderer und hinterer Teilringel; *N* = Nerven, die die Längsmuskelschicht durchbohren, um das Epithel zu innervieren.

Der Nerv, der nach dem vorderen Teilringel (*RI*, Abb. 19) zieht, enthält nur die distalen Ausläufer der subepithelialen Sinneszellenhaufen, die sich hier, dicht gedrängt, im Epithel des entsprechenden Gebietes mit freien, zwischen den Epithelzellen gelegenen Nervenendigungen verzweigen. Dabei beschränken sie sich nicht nur auf das Epithel, das unmittelbar mit dem Hauptteil des Nerven zusammenhängt, sondern biegen auch nach oben und unten ab, um sich auf die ganze Wand des entsprechenden Ringels zu verteilen (Abb. 20). Einige der distalen Ausläufer der Sinneszellenhaufen scheinen auch durch den hinteren Nerv

nach dem hinteren Teilringel zu ziehen (*R II*, Abb. 19), aber durch diese treten hauptsächlich die proximalen Nervenfasern von denjenigen epithelialen Sinneszellen, die ihre kurzen distalen Ausläufer in die Kutikula des hinteren Teilringels schicken (*R II*, Abb. 18, 19). Diese epithelialen Sinneszellen liegen dicht aneinander, so daß hier ein wirklicher Gürtel von primären Sinneszellen entsteht, deren distale Ausläufer die Kutikula beinahe durchbohren und deren Bau also Veranlassung gibt an chemorezeptorische Sinneszellen zu denken.

Es gelang mir leider nicht die proximale Endigungsweise der Fasern der oben beschriebenen Sinneszellen zu entdecken. Nur so viel konnte

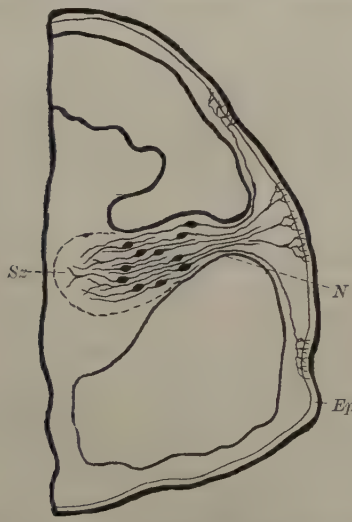


Abb. 20. Rechte Hälfte eines Querschnittes durch den Kopflappen von *Glycera dibranchiata* mit Neuronbildern. *Ep*, *N* = Abb. 19; *Sz* = Sinneszellenhaufen des Kopflappens, der sich basal in den Nervenstrang fortsetzt.



Abb. 21. Horizontalschnitt durch einen Parapodienlappen des Körpers von *Glycera dibranchiata* mit Neuronbildern. *Cu* = Kutikula.

ich sehen, daß wenigstens mehrere derselben sich unter den Sinneszellenhaufen verzweigten, während andere unverzweigt innerhalb des Nervenstranges weiter liefen (Abb. 17, 19, 20). Ein Übertreten von Fasern der Sinneszellen ins Gehirn konnte ich nicht mit Sicherheit konstatieren aber kommt sicherlich vor.

Die beiden beschriebenen Sinneszellenarten: die Zellen mit freien im Epithel endenden Nervenfasern und die primären Sinneszellen mit unverzweigten distalen, die Kutikula durchbohrenden Ausläufern, sind aber nicht bloß auf die Ringel des Prostomiums beschränkt, sondern kehren in den Parapodienlappen des Körpers zurück (Abb. 21), obgleich sie hier niemals so dicht zusammenliegen und mit keinen kompakten Haufen von Sinneszellenkernen, sondern mit zerstreuten verbunden

sind. Die distalen Enden der primären Sinneszellen der Parapodienlappen liegen auch weiter voneinander und stehen mit wirklichen kleinen Kutikularpapillen in Verbindung (Abb. 21). Durch Zusammenschließen von derartigen isolierten primären Sinneszellen und Zusammenwachsen von ihren freien Kutikularpapillen könnten die komplizierten Hautsinnesorgane des hinteren Teilringels des Prostomiums (*RII*, Abb. 18) von *Glycera* sich entwickelt haben.

Isolierte Sinneszellen der oben beschriebenen Art, die periphere Fasern in die Kutikula selbst hineinsenden, sind früher u. a. von Retzius (1892, 1895, 1900) in den Antennen, Parapodienlappen und der Körperhaut von *Nereis* gefunden, von Langdon (1898) ebenfalls bei *Nereis* und von Wallengren (1901) in der Proboscis von *Nephtys* und *Phyllodoce*; primäre Sinneszellen, die sich durch Zusammenschließen zu Hautsinnesorganen ausgebildet haben, und die also am meisten mit den gehäuften Sinneszellen des hinteren Teilringels des Prostomiums von *Glycera* übereinstimmen, wurden von Lewis (1898) bei Maldaniden gefunden, von Wallengren (1901) in der Proboscis von *Glycera* und *Goniada*, von Retzius (1900) in den Kopfcirrhen von *Nereis* und (1902) in der Proboscis von *Glycera* und *Goniada* und zuletzt von Nilsson (1912) in der Haut der ganzen Körperfläche der Amphicteniden. Betreffs der Funktion dieser Hautsinnesorgane schreibt Nilsson (1912):

„Welche Empfindungen die Hautsinnesorgane vermitteln, ist nicht zur Genüge aufgeklärt. Retzius schlägt unter anderem Geschmacksempfindungen vor, indem er sich auf deren ausschließliches Vorkommen in der Proboscis bei *Glycera*, *Goniada* und *Nephthys* stützt. Aber dies läßt sich wohl kaum mit dem gleichmäßigen Vorkommen auf der ganzen Körperfläche bei Amphicteniden, Maldaniden und Oligochäten vereinen. Eher dürften sie dieselbe Art Empfindungen vermitteln, wie die isolierten Sinneszellen, obgleich in gesteigertem Maße. Ob es sich hier um Druckempfindungen oder um Empfindungen anderer Qualität handelt, lasse ich ungesagt sein."

Wie oben hervorgehoben wurde, glaube ich auf Grund des Verhaltens der peripheren Endfasern zu der Kutikula, daß diese die Kutikula durchbohrenden Sinneszellen Empfindungen chemischer Natur vermitteln. Das Vorhandensein der Hautsinnesorgane auf der ganzen Körperoberfläche bei einzelnen Familien scheint dieser Theorie nicht im Wege zu stehen, da die ganze Körperoberfläche der Polychäten bekanntlich für chemische Reizungen empfindlich ist; und ihr ausschließliches Vorkommen in der Proboscis anderer Polychäten zeigt wahrscheinlich nur, daß dieses Organ bei den betreffenden Würmern als ein besonders empfindliches chemorezeptorisches Sinnesorgan dient. —

Früher wurde erwähnt, daß Gravier (1898) den prostomialen Nervenstrang von *Glycera* mit dem Cerveau antérieur Racovitzas (1896)

homologisierte. Gleichzeitig homologisierte er aber folgewidrig die vier kleinen Vorsprünge der Prostomiumspitze (*T*, Abb. 15) mit den Antennen anderer Polychäten, obgleich Racovitza selbst den mit den Antennen verbundenen Gehirnteil als Cerveau moyen bezeichnet hatte (vgl. S. 547). Der Cerveau antérieur sollte dagegen nach Racovitza (1896) die Palpen innervieren, aber Palpen konnte Gravier (1898) bei *Glycera* nicht finden. Nach der oben gegebenen Beschreibung des prostomialen Nervenstranges kann dieses Organ jedenfalls unmöglich ganz und gar mit dem Cerveau antérieur der übrigen Polychäten homologisiert werden, *denn die Sinneszellenhaufen des Kopflappens* (*Sz*, Abb. 15), *die* Gravier (1898) als *Ganglienzellen auffaßt, gehören zu dem peripheren und nicht zu dem zentralen Nervensystem.* Dem Bau nach möchte ich auch das Gehirn (*Gh*, Abb. 15) zusammen mit dem Annexganglion (*Ga*, Abb. 15) bei *Glycera* mit dem ganzen Gehirn der früher in dieser Arbeit beschriebenen Polychätenfamilien homologisieren, weshalb der kompliziert gebaute prostomiale Nervenstrang (der deutlich peripherer Natur ist; sein Neuropilem ist unter anderen nicht mit Ganglienzellen, sondern nur mit Sinneszellenhaufen bekleidet) in anderer Weise erklärt werden muß. Da der Kopflappen nun eine deutlich paarige Bildung ist, die durch eine dorsoventrale Spalte in zwei seitliche Hälften geteilt wird (Abb. 15), könnte man vielleicht annehmen, daß der ungewöhnlich weit ausgezogene Kopflappen von *Glycera* durch ein Zusammenschmelzen von zwei großen Palpen entstanden wäre. So einfach ist aber diese Frage nicht, denn die betreffende Spalte ist eine Cölombildung (vgl. S. 566!). Da der prostomiale Nervenstrang aber ganz dieselbe Lage wie der Palpennerv der übrigen Errantien hat und wohl nicht angenommen werden kann, daß das betreffende, kompliziert gebaute Nervensystem ein Organ sui Generis darstellen sollte, sehe ich mich genötigt anzunehmen, *daß der prostomiale Nervenstrang von Glycera jedoch ein in besonderer Weise umgestalteter Palpennerv ist, daß die Sinneszellen der Palpen anderer Polychäten in den Sinneszellenhaufen* (*Sz*, Abb. 15) *des Prostomiums von Glycera wiederkehren* und die Palpen selbst deshalb wenigstens embryonal angelegt werden, um später in eigentümlicher Weise umgebildet zu werden. Nur ontogenetische Untersuchungen könnten sowohl diese wie manche andere Fragen der vergleichenden Anatomie der Polychäten beantworten.

Die kleinen Ausschüsse an der Spitze des Prostomiums könnten vielleicht dennoch in Übereinstimmung mit der Deutung früherer Autoren als die vier Antennen angesehen werden, die bei manchen anderen Errantien auftreten; diese Antennen sollten aber bei *Glycera* nach vorn gerückt sein, so daß ihre Nerven zusammen mit den Palpennerven den prostomialen Nervenstrang gebildet hätten. Die vorderste Sinneszellengruppe (*Tz*, Abb. 15) sollte dabei dem peripheren Nerven-

system der Antennen, die übrigen, regelmäßig angeordneten Sinneszellengruppen (*Sz*) dem peripheren Nervensystem der umgewandelten Palpen zugehören.

Der prostomiale Nervenstrang von *Glycera* sollte gemäß dieser Theorie dem sensiblen Nervensystem der Palpen (+ dem sensiblen Nervensystem der hier sehr reduzierten Antennen) anderer Polychäten gleichwertig sein und also annähernd den Palpennerven der letzteren entsprechen; die Eintrittsstelle ins Gehirn an den vorderen ventralen Partien desselben entspricht auch vollständig dem Ort, wo die Palpennerven anderer Polychäten ins Gehirn münden. Dieses sensible Nervensystem ist aber bei *Glycera* in besonderer Weise differenziert, indem die bei den meisten anderen Polychäten zerstreut liegenden sensiblen Zellen hier zu den subepithelialen Sinneszellengruppen zusammengetreten sind, während die Palpennerven sich gewissermaßen als nervöse Zentren ausgebildet haben. Diese Erklärung ist jedenfalls viel glaubwürdiger als die von Gravier (1898), die den ganzen prostomialen Nervenstrang, inklusive die Sinneszellenhaufen, mit dem Palpenteil des Gehirns (dem Cerveau antérieur) anderer Polychäten (z. B. *GI*, Abb. 13 *A*) homologisiert. Gleichartige Beispiele von gewaltigen Veränderungen des Palpenteils des Kopflappens gibt es ja außerdem auch bei anderen Familien dieser Tiergruppe, indem die Kiemen der Sabelliformia als umgewandelte Palpen angesehen werden; diese Veränderung des Baues des Kopflappens hat auch bei den erwähnten Polychäten einen bedeutenden Einfluß auf die Gestalt des Nervensystems gehabt, und ihr ist auch das Auftreten von neuen Sinnesorganen (den Kiemenaugen mancher Sabelliden und Serpuliden) gefolgt.

Unterordnung Terebelliformia.

Fam. Cirratulidae.

Das Nervensystem der Cirratulidae wurde von Meyer (1887, 1888) beschrieben. Selbst habe ich das Gehirn einer nicht näher bestimmten Art der Gattung *Cirratulus* von Woods Hole untersucht.

Da ich leider keine Gelegenheit hatte, Repräsentanten der Unterordnung Spioniformia zu untersuchen, sind die Cirratuliden die ersten sedentären Polychäten (vgl. S. 546), die in der vorliegenden Arbeit behandelt werden. Von nun an tritt also bei den untersuchten Arten die gewaltige Reduktion oder Umbildung der Anhänge des Kopflappens auf, die nur ausnahmsweise, z. B. bei *Lumbrinereis* und *Glycera*, bei den Errantien (Unterordnung Nereidiformia) beobachtet werden konnte, die aber bei den Sedentarien immer in irgendeiner Weise stattgefunden hat. Eine andere Verschiedenheit im Bau des Kopflappens der Errantien und Sedentarien besteht darin, daß wenn die vorigen Sehorgane haben, diese beinahe immer *epitheliale Becher- und Blasenaugen* sind

(Ausnahme *Nephthys*; vgl. S. 558), während die Sedentarien, die überhaupt Sehorgane besitzen, meistens epitheliale oder subepitheliale *Pigmentbecherocellen* haben. Gleichzeitig mit der Reduktion der Kopfanhänge und der Sinnesorgane tritt bei den Sedentarien auch eine Vereinfachung des Gehirns ein, das oft nur als eine verdickte supraösophageale Querkommissur erscheint. Da ich außerdem keine sedentären Polychäten mit der Golgi-Methode untersucht habe, wird das Gehirn dieser Arten unten nur summarisch behandelt.

Cirratulus hat einen ziemlich langen, kegelförmigen Kopflappen, der auf dem vorderen Rande mehrere Pigmentbecherocellen trägt, aber keine Palpen oder Antennen von der bei den Errantien vorkommenden Art hat. Nach Meyer (1887, 1888) sollten aber die „tentakulären Filamente" des Peristomiums nach hinten gerückte Anhänge des Kopflappens darstellen, da sie von den „seitlichen Nervenmassen" des Gehirns innerviert werden. Da die letztgenannten aber nach Racovitza (1896) dem Cerveau antérieur entsprechen, sollten die tentakulären Filamente gemäß der Deutung Nilssons (1912) mit den Palpen der Errantien homolog sein. Diese Deutung scheint mir korrekt zu sein, obgleich die „seitlichen Nervenmassen" lateral von und weit *hinter* dem übrigen Gehirn liegen, welches Verhältnis aber wahrscheinlich auf einer sekundären Verlagerung dieser Gehirnteile beruht.

Die Sehorgane von *Cirratulus* stehen nach Racovitza (1896) mit einem Cerveau moyen in Verbindung, und, da die Cirratuliden auch ein Nuchalorgan besitzen, das mit dem hinteren Teil des Gehirns in Verbindung steht, konnte Racovitza auch bei dieser Familie seine Dreiteilung des Polychätengehirns durchführen. Ich hebe aber kräftig hervor, daß von morphologischen Gesichtspunkten keine derartige Dreiteilung des Gehirns motiviert werden kann, da das Cirratulidengehirn, wie auch beinahe alle früher in der vorliegenden Arbeit behandelten Polychätengehirne anatomisch einheitliche Bildungen darstellen (vgl. Abb. 1, 2, 5, 10, 12, 13). Bei *Nereis* (Abb. 10) kann man zwar auf Grund der Lage der Palpenglomeruli und Sehkommissuren von einem Globuli-Palpenteil und einem Augenteil des Gehirns sprechen, aber die Grenzen zwischen diesen Teilen sind nicht scharf, und von einem anatomisch gesonderten Nuchalteil (*Nk*, Abb. 10) kann nicht die Rede sein. Dies ist aber bei den Euniciden der Fall, wo ein unpaarer hinterer Lappen des Gehirns existiert, der mit dem Nuchalorgan verbunden wird — aber die Tatsache, daß ein nervöses Zentrum mehrere Nerven besitzt, die bei einer höheren Entwicklung der zugehörigen Sinnesorgane eine äußere Lappenbildung des Gehirns veranlassen können, ist nicht genügend, um diesen Lappen den Wert von segmentalen Bildungen zuzuteilen. Holmgren (1916) hat außerdem auf das Verhältnis hingewiesen, daß die Corpora pedunculata und die Sehkommissuren bei den Arthropoden zu demselben Seg-

ment, dem Protocerebrum, gehören, weshalb sie bei den Polychäten nicht verschiedenen Segmenten zugeteilt werden können.

Das Gehirn von *Cirratulus* ist von sehr einfachem Bau (Abb. 22); seine Ganglienzellenschicht hängt intim mit dem Epithel zusammen und ist aus gleichförmigen, kleineren Zellen zusammengesetzt. In dem von unregelmäßig verlaufenden Nervenbündeln aufgebauten Neuro-



Abb. 22. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Cirratulus*. *Gz* = Ganglienzellenschicht des Gehirns, die sich lateral in das Epithel fortsetzt; *H* = Muskeln, die durch Löcher des Neuropilens (*Np*) treten. *Mu* = Längsmuskeln des Kopflappens.

pilem, das von mehreren Muskeln (*H*, Abb. 22) durchsetzt wird, können keine Differenzierungen von der Gestalt der Stiele der Corpora pedunculata oder der Palpenglomeruli entdeckt werden. Weder in der Ganglienzellenschicht noch im Neuropilem existieren also Spuren dieser Gehirnorgane.

Fam. Terebellidae.

Die von mir untersuchten Repräsentanten dieser Familie sind *Terebellides* sp. von Woods Hole und *Terebella debilis* von Kristineberg. Von diesen wird *Terebellides* von Hessle (1917) zu einer neuen Familie *Trichobranchidae* geführt.

Der Kopflappen der Terebelliden ist abgeplattet und mit einer beweglichen oberen Lippe versehen, die zahlreiche fadenförmige Fühler trägt. Diese werden von dem vordern Teil des Gehirnes innerviert und sind deshalb von Nilsson (1912) mit den Mundtentakeln der Amphicteniden, Ampharetiden und Hermelliden, mit den Kiemen der Sabelliformia und den Palpen der Errantien homologisiert, eine Homologisierung, die doch von Hessle (1917) in Zweifel gezogen wurde. *Terebellides* ist blind, während *Terebella* zahlreiche im Epithel, aber unter der Kutikula gelegene Pigmentbecherocellen (*Au*, Abb. 23) besitzt.

Das Gehirn der Terebelliden (Abb. 23) bildet eine mehr oder weniger breite Querkommissur der Schlundkonnektive, die unmittelbar mit dem dorsalen Epithel des Kopflappens zusammenhängt. Die Medial-

partie des Gehirns von *Terebella debilis* besteht aus einer dicken Schicht von kleinen und ziemlich färbbaren Ganglienzellen, die ihre Neuriten gruppenweise in das meistens aus querverlaufenden Nervenfasern zusammengesetzte Neuropilem entsenden. Unter der Kutikula liegen sehr zahlreiche invertierte Pigmentbecherocellen, die ihre Sehzellenfasern durch die Ganglienzellenschicht ins Neuropilem schicken, weshalb

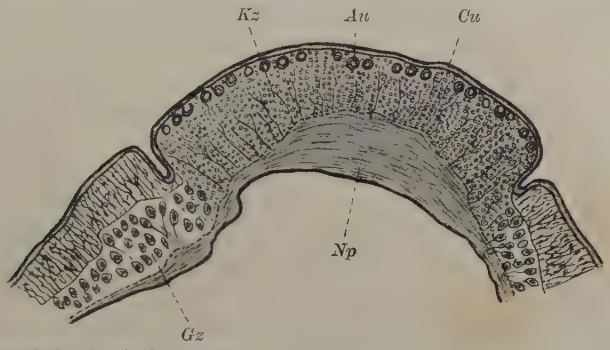


Abb. 23. Querschnitt durch das Gehirn von *Terebella debilis*. *Au* = Augen; *Cu* = Cuticula; *Gz* = große laterale Ganglienzellen; *Kz* = kleine mediale Ganglienzellen; *Np* = Neuropilem.

diese Partie des Gehirns dem Cerveau moyen Racovitzas entsprechen sollte. Lateral geht die Hauptmasse des Neuropilems in dünnere subepitheliale Neuropilstränge über, die dorsal von größeren plasmatischen Ganglienzellen bedeckt werden. Obgleich also bei *Terebella* eine Verschiedenheit zwischen kleinen chromatinreicheren Ganglienzellen (in der medialen Ganglienzellenschicht) und größeren plasmatischen (in der lateralen) existiert, ist das Neuropilem überall von demselben Bau; weder in den medialen, noch in den lateralen Neuropilempartien können glomeruli- oder stielenähnliche Bildungen gefunden werden. In Übereinstimmung mit Hessle (1917) kann ich bei den Terebelliden keine distinkten Grenzen zwischen den drei Gehirnteilen Racovitzas finden. Bei *Terebellides* fehlen außerdem die Nuchalorgane.

Fam. Ampharetidae.

Das Gehirn verschiedener Ampharetiden (*Melinna*, *Amphicteis Gunnéri*, *Samytha*, *Ampharete*) wurde von Fauvel (1897), Nilsson (1912) und Hessle (1917) untersucht. Selbst habe ich *Melinna cristata* und *Amphicteis Gunnéri* von Kristineberg geschnitten.

Die Ampharetiden haben einen Kopflappen, der mit mehreren „Mundtentakeln" versehen ist, aber andere Anhänge entbehrt. Die Mundtentakel von *Amphicteis* werden nach Fauvel und die von *Ampharete* nach Nilsson von zwei, von dem vordersten Teil des Gehirns ausgehenden Nerven innerviert, weshalb sie mit den Palpen anderer Polychäten wohl mit Recht homologisiert wurden. *Ampharete* und *Amphicteis*

haben zwei in der Ganglienzellenschicht des Gehirns gelegene Becheraugen; *Melinna* ist blind.

Da Nilsson (1912) die Dreiteilung von Racovitza (1896) bei dem Ampharetidengehirn durchzuführen versucht, muß ich hervorheben, daß, obgleich ich auf Grund meiner eigenen Untersuchung von *Melinna* und *Amphicteis* die von Nilsson beobachteten peripheren Innervationsverhältnisse bestätigen kann, ich jedoch nicht finden konnte, daß es aus morphologischen Gründen möglich wäre, das Gehirn der Ampharetiden in drei Segmente einzuteilen. Alle Gehirnnerven ziehen nämlich in ein einheitliches Neuropilem hinein, das eine quere Kommissurenbrücke des Kopflappens bildet.

Das Gehirn hängt wie bei den Terebelliden unmittelbar mit dem Epithel des Kopflappens zusammen, so daß es nicht möglich ist, eine scharfe Grenze zwischen Ganglienzellenschicht und Epithel zu ziehen. Die Gehirnzellen variieren ein wenig an Größe; die Verschiedenheiten sind aber unbedeutend, und die sich tiefer färbenden Zellen der lateralen hinteren Partien des Gehirns sind keine Ganglienzellen, sondern bilden die Zellkörper der Sinneszellen der unmittelbar neben dem Gehirn liegenden Nuchalorgane, die also keine eigentlichen Nerven besitzen. Von Globulizellen sind keine Spuren zu finden und im Neuropilem keine Stiele oder Glomeruli.

Fam. Amphictenidae.

Das Gehirn verschiedener Amphicteniden ist von Nilsson (1912) sehr genau beschrieben. Ich begnüge mich deshalb unten auf Grund von Schnittserien durch den Kopflappen von *Pectinaria belgica* von Kristineberg nur die für die vorliegende Arbeit bedeutungsvollen Züge im Bau des Amphictenidengehirns hervorzuheben und verweise betreffs näherer Details auf die ausführliche Arbeit Nilssons.

Vom Gehirn werden innerviert: die Mundtentakel, die sogenannte „Antennularmembram" Nilssons (1912) (die „Tentakelmembran" Hessles 1917), zwei im Gehirn selbst gelegene Pigmentbecheraugen und die Nuchalorgane. Die Nerven nach den Mundtentakeln gehen nach Nilsson vom Cerveau antérieur Racovitzas, die der Antennularmembran vom Cerveau moyen und die der Nuchalorgane vom Cerveau postérieur aus. Die Mundtentakel werden demnach von Nilsson mit den Palpen der Errantien und die Antennularmembran mit den ausgebreiteten und verschmolzenen vier (?) Antennen derselben homologisiert. Wie Hessle (1917) hervorhebt, ist es aber unmöglich, drei scharf voneinander abgegrenzte Abschnitte im Amphictenidengehirn zu finden; ich glaube aber auf Grund der Lage der betreffenden Nerven, daß die Mundtentakel der Amphicteniden den Palpen der Errantien entsprechen; beide Homologisierungen sollten aber durch embryologische Unter-

suchungen bestätigt werden. Eine natürliche Einteilung des Amphictenidengehirns in drei Segmente läßt sich aber gar nicht auf Grund des Baues des Gehirns der erwachsenen Tiere durchführen.

Nilsson erwähnt bei keinen der von ihm untersuchten Arten der Gattungen *Pectinaria*, *Petta*, *Lagis* und *Amphictene* Bildungen, die Globulizellen, Stiele oder Palpenglomeruli repräsentieren könnten, und bei der von mir untersuchten Art *Pectinaria belgica* konnte auch ich keine Corpora pedunculata entdecken.

Unterordnung Scoleciformia.

Fam. Opheliidae.

Das Ophelidengehirn ist früher von Meyer (1882), Pruvot (1885), Kükenthal (1882) und Racovitza (1896) beschrieben. Selbst habe ich nur *Ammotrypane aulogaster* von Kristineberg untersucht.

Der Kopflappen ist bei *Ammotrypane* zugespitzt kegelförmig und entbehrt alle Anhänge; das Gehirn ist in den Hohlraum des Kopflappens nach innen von der Muskelschicht hineingerückt, weshalb es beinahe an allen Seiten gut vom Epithel abgegrenzt ist (Abb. 24). Durch Nerven und Bindegewebsstränge wird es in dem Hohlraum befestigt. Nach vorn gehen zwei Nerven nach der Spitze des Kopflappens — diese Nerven beweisen nach Racovitza (1896) das Vorhandensein eines Rests der Palpen, eines unpaaren „Palpodes", der nach Fauvel (1897) den „prolongement médian du lobe cephalique" bildet, eine Auffassung, die wahrscheinlich korrekt ist. Nach hinten gehen Nerven nach den lateralen „bewimperten Gruben" (den Nuchalorganen).



Abb. 24. Querschnitt durch den Kopflappen und das Gehirn von *Ammotrypane aulogaster*. *E* = Epithelschicht; *L* = Längsmuskelschicht; *Gh* = Gehirn mit Ganglienzellenschicht und Neuropilem; im letzteren eine zentralkörperähnliche Fasermasse von dichterer Struktur.

Die Ganglienzellen bekleiden das Neuropilem nach vorn in zerstreuteren Gruppen, nach hinten wie eine zusammenhängende Schicht (Abb. 24). Obgleich die Zellen ein wenig an Größe variieren, gibt es keine deutlichen Gruppen von kleinen chromatinreichen Zellen, die als Globuligruppen gelten können, ein Verhältnis, das ich kräftig zu unterstreichen wünsche, da Haller (1889) behauptet, daß Meyer (1882) bei der ebenfalls zu den Opheliiden gehörenden Gattung *Polyophtalmus* Corpora pedunculata gefunden haben sollte. Ich kann jedoch

nicht bei meinem eigenen Studium der Arbeit von Meyer (1882) und auch der Arbeit von Pruvot (1885) finden, daß die Angaben über ein Vorhandensein von den Corpora pedunculata entsprechenden Ganglien bei *Polyophtalmus*, *Nephthys* und *Staurocephalus*, auf die sich Haller (1889) und Racovitza (1896) berufen haben, beweisführend sind, da diese Angaben nicht genügend detailliert sind und die genannten Autoren außerdem dieser Frage keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet haben. Bei *Polyophtalmus* speziell finde ich in der Arbeit Meyers (1882) keine den Corpora pedunculata entsprechenden Bildungen, und ich glaube kaum, nach meiner Untersuchung von *Ammotrypane*, daß Corpora pedunculata bei der erwähnten Gattung existieren. Bei *Nephthys ingens* habe ich aber selbst rudimentäre Organe dieser Art gefunden und bei *Staurocephalus* sind sie wahrscheinlich vorhanden — meiner Meinung nach müssen jedoch die Gehirne von *Polyophtalmus* und *Staurocephalus* von Neuem und unter Berücksichtigung unserer jetzigen Kenntnisse von dem Bau der Corpora pedunculata auf das Vorhandensein dieser Organe geprüft werden.

Im Neuropilem können Faserzüge verschiedener Richtung unterschieden werden, aber keine dichteren Strukturen, die als Stiele gedeutet werden könnten. Im hinteren Teil des Gehirns liegt zwar eine Fasermasse von glomerulöser Natur, aber da diese weder in der Lage, noch in der Gestalt mit den Stielen anderer Polychäten übereinstimmt, kann sie nicht mit ihnen homologisiert werden. Dagegen steht die genannte, zentralkörperähnliche Fasermasse (Abb. 24) mit den Nuchalnerven in deutlichster Beziehung, weshalb sie der, wenigstens bei den Nereiden auch glomerulös gebauten Nuchalkommissur (*Nk*, Abb. 10) der Errantien entspricht.

Bei *Ammotrypane* stimmt die quer ausgezogene Gestalt, die dichtfaserige Struktur und die Lage der Nuchalkommissur im hintersten Teil des Gehirns sehr gut mit der Gestalt und der Lage des Zentralkörpers der Arthropoden überein, welcher letztgenannte auch von Holmgren (1916) mit der Nuchalkommissur der Polychäten homologisiert wurde. Da dazu kommt, daß die Sinneszellen des Nuchalorgans wenigstens meistens wie die Ganglienzellen des Zentralkörpers klein und chromatinreich sind, hat die Holmgrensche Homologisierung sehr wahrscheinlich Gültigkeit. Bei einer solchen Umbildung muß man annehmen, daß während der phylogenetischen Entwicklung die Nuchalnerven dadurch verschwanden, daß die Nuchalorgane sich vom Epithel nach dem Gehirn senkten, wobei die bipolaren Sinneszellen derselben sich in Ganglienzellen verwandelten, indem ihre peripheren Nervenfasern zurückgebildet wurden, wobei unipolare Assoziationszellen entstanden. Bei den Ampharetiden (*Melinna*) und bei *Nereis* nach Retzius (1895) und Holmgren (1916) existieren auch keine Nuchalnerven, und die kleinen chromatin-

reichen Sinneszellen der Nuchalorgane liegen bei *Melinna* unmittelbar neben und bei *Nereis* zwischen den hinteren lateralen Ganglienzellen des Gehirns, gerade an der Stelle, wo die Ganglienzellenschicht des Zentralkörpers bei den Xiphosuren-Arachnoiden liegt.

Fam. Maldanidae.

Racovitza (1896) beschreibt das Gehirn von *Leiocephalus leiopygus, Clymene lombricoides* und *Petaloproctus spatulatus*. Ich habe *Clymenella* sp. von Woods Hole, *Maldane* sp. von Trondhjem und *Rhodine Lovéni* von Kristineberg untersucht.

Der Kopflappen der Maldaniden ist nur undeutlich abgesetzt, indem er mit den Mundsegmenten verwachsen ist; er trägt keine Anhänge und bei den untersuchten Arten auch keine Sehorgane. In Übereinstimmung mit der Reduktion der Sinnesorgane ist auch das Maldanidengehirn sehr einfach gebaut; trotzdem versucht Racovitza (1896) auch hier eine Dreiteilung durchzuführen. Ich kann das Vorhandensein von vorderen Nervenbündeln bestätigen, die nach der reduzierten „Aire palpaire" (dem „Palpoden") gehen und auch von Nuchalorganen, die mit dem hinteren Teil des Gehirns verbunden sind, aber dennoch ist es mir unmöglich, die Berechtigung einer morphologischen Dreiteilung des Maldanidengehirns zu erkennen. Alle drei der von mir untersuchten Maldanidengehirne bestehen nämlich aus einer *einheitlichen Neuropilempartie*, die bei *Maldane* und *Rhodine* breit kommissurenähnlich ist und deren dorsale Ganglienzellenschicht überall mit dem Epithel des Kopflappens in intimer Verbindung steht; bei *Clymenella* (Abb. 25) ist das Gehirn aber besser gegen das Epithel und das übrige umgebende Gewebe abgegrenzt und auch nach innen als eine deutlich von der Epithelschicht selbständige Bildung gesenkt.

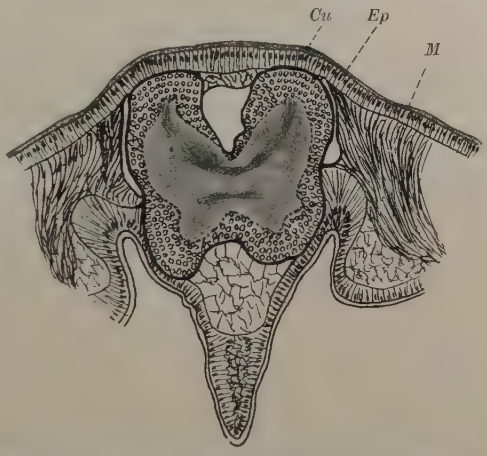


Abb. 25. Querschnitt durch das Gehirn von *Clymenella*. *Cu* = Kutikula; *Ep* = Epithelzellen; *M* = Muskeln.

Die Ganglienzellenschicht des Gehirns ist immer einförmig zusammengesetzt, und die Ganglienzellen senden bei *Maldane* und *Rhodine* wie bei *Terebella* (Abb. 23) ihre Neuriten gruppenweise ins Neuropilem hinein. Das Gehirn der beiden erwähnten Gattungen ist übrigens dem von *Terebella* sehr ähnlich; nur die lateralen großzelligen Gebiete des

Gehirns von *Terebella* sind bei den Maldaniden nicht zu finden. Weder Globulizellen noch Stiele oder Palpenglomeruli existieren im Gehirn der Maldaniden, ein Verhältnis, das auch Racovitza (1896) bei den von ihm untersuchten Arten gefunden hat.

Fam. Scalibregmidae.

Das Gehirn dieser Familie scheint früher nicht näher beschrieben worden zu sein; Gegenstand der vorliegenden Untersuchung war *Eumenia crassa* von Kristineberg.

Die Scalibregmiden haben einen kleinen trapezförmigen Kopflappen, der nach Levinsen (1884) keine Antennen, aber nach vorn zwei mehr oder weniger palpenähnliche Bildungen („palpelignende Fremspring") trägt. Außerdem gibt es nach diesem Autor wenigstens bei *Scalibregma* Nuchalorgane.

Bei der Untersuchung der Schnittserien fand ich, daß die zwei palpenähnlichen Bildungen als wirkliche, obgleich kleine Palpen erscheinen, die denen der Nereiden gleichen und reichlich mit primären Sinneszellen versehen sind. Basal- und medialwärts sind die beiden Palpen miteinander verwachsen, weshalb ihre Nerven dicht aneinander in den vordersten Teil des Gehirns eintreten. Diese Innervation bestätigt, daß die bezüglichen Anhänge wirklich Palpen sind. Von Antennen oder Sehorganen konnten keine Spuren beobachtet werden; dagegen gibt es auch bei *Eumenia* hinter und lateral von dem Gehirn jederseits ein großes, kompliziert gebautes Nuchalorgan, das wie bei den Capitelliden und Opheliiden wie ein Handschuhfinger nach außen vorgestülpt und bei Gefahr in eine Spalte (Abb. 26) eingezogen werden kann.

Das Gehirn gleicht in der Gestalt, Lage und Struktur am meisten dem früher beschriebenen Gehirn der Opheliiden (*Ammotrypane aulogaster*), indem es zum großen Teil frei und gut vom Epithel des Kopflappens (das nach innen mit zwei Längsmuskelbündeln [*L*, Abb. 26] zusammenhängt) abgegrenzt ist. Nach vorn und dorsal gibt es aber Gebiete, wo der Zusammenhang des Epithels mit dem Gehirn deutlich hervortritt. Die Nerven sind: nach vorn Palpennerven, dorsal Hautnerven (Abb. 26) und nach hinten breite nervöse Züge, die mit den unmittelbar lateral und hinter dem Gehirn gelegenen, großen gefalteten Nuchalorganen in Verbindung stehen.

Die Ganglienzellenbekleidung besteht überall aus mäßig großen Zellen, die nach vorn und auch dorsal eine ziemlich dicke Schicht bilden, in der die Ganglienzellen jedoch zerstreut innerhalb eines dicken Neuroglias liegen. Das Neuropilem enthält im hinteren Teil des Gehirns Kommissuren und auch quer verlaufende Nervenbündel dichterer Struktur, die wenigstens größtenteils mit den gewaltigen Nuchalorganen in Verbindung stehen, weshalb man bei *Eumenia* von einem wirklichen

Nuchalkommissurenkomplex sprechen kann. Keine Bildungen der Ganglienzellenschicht oder des Neuropilems können als Corpora pedunculata in Anspruch genommen werden, und das Gehirn ist von morphologischen Gesichtspunkten deutlich einheitlich gebaut. Die riesige Entwicklung des Nuchalorgans ist auch bei *Eumenia* nicht imstande gewesen, einen besonderen Neuropilemteil als ihr eigenes Zentrum anatomisch von dem übrigen Gehirn abzutrennen.



Abb. 26. Querschnitt durch das Gehirn von *Eumenia crassa*. *E* = Epithel; *F* = vorderer Teil der Falte, in die das Nuchalorgan hineingezogen werden kann; *L* = Längsmuskelbündel; *Sk* = Schlundkonnektive.

Unterordnung Sabelliformia.

Fam. Sabellidae.

Das Gehirn dieser Familie ist von Meyer (1888) untersucht worden; selbst habe ich *Sabella pavonia* von Trondhjem geschnitten. Das Sabellidengehirn ist von sehr einfachem Bau; es besteht aus zwei dicken lateralen Zentren, die durch eine dorsal vom Ösophagus ausgespannte, etwas schmälere Querbrücke vereint werden, und das Ganze liegt, gut vom Epithel abgegrenzt, zwischen der Basis des Knorpelskeletts der Kiemen dorsal und vom Ösophagus ventral.

Das Neuropilem ist überall von Ganglienzellen umgeben, die meistens klein, dorsal aber etwas größer und plasmatischer sind; es ist von lockerem Bau und enthält keine Bildungen dichterer Struktur. Es ist deshalb unmöglich, Corpora pedunculata im Gehirn von *Sabella* zu finden. Nach vorn treten die groben Nerven der Kiemen ins Gehirn hinein, so daß die dicken lateralen Gehirnhälften als unmittelbare Fortsetzungen der Nerven erscheinen. Distal teilen sie sich dichotom in zahlreiche Zweige, die in die Kiemenfäden hineinziehen. Nach vorn und ventral liegen in

der Ganglienzellenschicht jederseits vier ziemlich große, mehrzellige Pigmentbecheraugen. Antennen kommen nicht vor, auch keine Nuchalorgane, was vielleicht auf eine Korrelation zum Vorhandensein der ebenfalls mit unzähligen Geißelhaaren versehenen Kiemenfäden hindeuten kann.

Bei den Sabelliden ist zu bemerken, daß obgleich die Kiemen wahrscheinlich als verwandelte Palpen anzusehen sind und deshalb also mit den Palpennerven der Errantien homologe Bildungen existieren, jedoch keine Palpenglomeruli oder Corpora pedunculata im Gehirn dieser Tiere gefunden werden können. Die Dreiteilung Racovitzas (1896) läßt sich auch nicht durchführen, da die Augen, die nach dem genannten Autor zu dem Cerveau moyen gehören sollten, bei *Sabella* deutlich in der Ganglienzellenschicht des Cerveau antérieur liegen, und da mit der Abwesenheit des Nuchalorgans auch kein besonderer Cerveau postérieur beobachtet werden kann.

Fam. Serpulidae.

Das Serpulidengehirn wurde wie das der Sabelliden von Meyer (1888) beschrieben; Gegenstand der vorliegenden Untersuchung ist *Serpula vermicularis* von Trondhjem.

Das Gehirn von *Serpula* hat eine ähnliche Lage wie das von *Sabella*, dicht hinter der bei den Serpuliden kreisförmig gebogenen Basalplatte

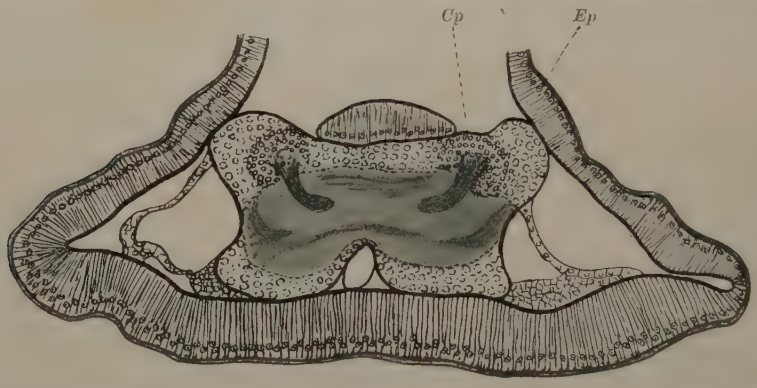


Abb. 27. Querschnitt durch das Gehirn von *Serpula vermicularis*. *Ep* = Epithel; *Cp* = Corpora pedunculata.

der Kiemen. Nach vorn setzt sich das Gehirn in die zwei großen, später sich immer dichotom teilenden Kiemennerven fort, die ihrer Lage nach mit den Palpennerven der Errantien verglichen werden müssen. Antennen (wenigstens entwickelte solche) und Nuchalorgane sind nicht vorhanden; in der lateralen Ganglienzellenschicht des Gehirns liegt aber eine mit mehreren Sehzellen versehene, flache Pigmentschale, die

wahrscheinlich durch Zusammenschließen von zahlreichen einzelligen Pigmentbecheraugen zustande gekommen ist.

Die Ganglienzellen umgeben das morphologisch einheitliche Gehirn in einer ziemlich gleichförmigen Schicht (Abb. 27); medialwärts von der Pigmentschale liegt aber eine halbkugelförmige Gruppe kleiner chromatinreicher Ganglienzellen (*Cp*, Abb. 27), deren Neuriten ein in medialer Richtung ziehendes Nervenbündel dichterer Struktur bilden; die betreffenden Zentren können in keiner anderen Weise denn als unbedeutend entwickelte Corpora pedunculata gedeutet werden. Die dichtere Struktur des in Frage stehenden Bündels reicht ein kurzes Stück medialwärts, so daß hier wirklich pilzhutähnliche Bildungen vorhanden sind; die Stiele der beiden Seiten werden durch Faserzüge miteinander verbunden. Es ist nicht unmöglich, daß außer der soeben beschriebenen Gruppe der Corpora pedunculata auch eine kleinere, unmittelbar an diese grenzende, und mehr medial gelegene Globuligruppe existiert. Auch kleine Glomeruli befinden sich in der Nähe der Stiele und stehen einerseits mit den Stielen, andererseits mit den Kiemennerven in Verbindung. Da die Globulinatur der beschriebenen Bildungen kaum in Zweifel gezogen werden kann, *stellt also Serpula die einzige Gattung der untersuchten Polychäten dar, die nicht zu der Unterordnung Nereidiformia gehört und doch Corpora pedunculata besitzt.*

Beziehungen zwischen dem Vorkommen der Corpora pedunculata und dem Vorhandensein und der Entwicklung der Sehorgane, Palpen und Antennen bei den Polychäten.

Die Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit war das Vorkommen und die Struktur der Corpora pedunculata bei den verschiedenen Polychätenfamilien zu untersuchen und dabei gleichzeitig zu prüfen, ob das Vorhandensein und der Bau der Corpora pedunculata in irgendeiner Weise mit dem Vorhandensein und dem Bau der peripheren Sinnesorgane des Kopflappens, also der Augen, der Palpen und Antennen in Beziehung stände. Um die Beantwortung dieser Fragen zu erleichtern habe ich die folgende Übersicht der betreffenden Bauverhältnisse der untersuchten Polychätenarten zusammengestellt.

Unterordnung Nereidiformia.

Fam. Hesionidae: *Podarke obscura.* — Einfache, aber unzweifelhafte Corpora pedunculata. Vier epitheliale Becheraugen; gegliederte Palpen; zwei Antennen.

Fam. Aphroditidae: *Lepidonotus squamatus*, *Harmothoe imbricata*, *Polynoe scolopendrina*, *Laetmonice filicornis*, *Sthenelais picta.* — Überall große hochdifferenzierte Corpora pedunculata. Bei *Lepidonotus*, *Harmothoe* und *Polynoe* vier epitheliale Blasenaugen; Palpen und drei An-

tennen; bei *Laetmonice* und *Sthenelais* zwei epitheliale Blasenaugen; lange Palpen und eine Antenne.

Fam. Nereidae: *Nereis virens*, *Nereis pelagica*. — Große Corpora pedunculata. Vier epitheliale Blasenaugen; große gegliederte Palpen; zwei Antennen.

Fam. Nephthydidae: *Nephthys ingens*, *Nephthys* sp. von Kristineberg. — Bei *Nephthys ingens* eine Globulizellengruppe, aber keine Stiele oder Palpenglomeruli; bei *Nephthys* sp. keine Corpora pedunculata. *Nephthys ingens* ist blind; bei *Nephthys* sp. im Gehirn kleine Pigmentbecherocellen. Palpen entweder vollständig oder bis auf unbedeutende Lappen rückgebildet; vier Antennen.

Fam. Eunicidae: *Leodice norvegica* und *Gunnéri*, *Hyalinoecia tubicola*, *Diopatra cuprea*, *Lumbrinereis fragilis*. — Corpora pedunculata in Ausbildung. Bei *Leodice*: zwei epitheliale Blasenaugen, Palpen, fünf Antennen; bei *Hyalinoecia*: zwei epitheliale Becheraugen, Palpen fünf Antennen; bei *Diopatra*: keine Augen, aber Palpen und fünf Antennen; bei *Lumbrinereis*: keine Augen und dem äußeren nach keine Palpen oder Antennen; die Sinneszellen derselben sind aber sicherlich vorhanden.

Fam. Glyceridae: *Glycera dibranchiata*. — Keine Corpora pedunculata. Keine Augen; dem Äußeren nach keine Palpen, aber ein kompliziertes Palpen(?)-Nervensystem vorhanden; vier Antennen.

Unterordnung Terebelliformia.

Fam. Cirratulidae: *Cirratulus sp.* — Keine Corpora pedunculata. Mehrere kleine subkutikulare Pigmentbecherocellen; Palpen umgebildet, als „tentakuläre Filamente" vorhanden; keine Antennen.

Fam. Terebellidae: *Terebellides* sp., *Terebella debilis*. — Keine Corpora pedunculata. Bei *Terebella* zahlreiche kleine subkutikulare Pigmentbecherocellen, bei *Terebellides* keine Augen; Palpen vielleicht als „Lippenfühler" vorhanden; keine Antennen.

Fam. Ampharetidae: *Melinna cristata*, *Amphicteis Gunnéri*. — Bei *Amphicteis* zwei im Gehirn gelegene Pigmentbecherocellen, bei *Melinna* keine Augen; Palpen umgebildet, als „Mundtentakel" vorhanden; keine Antennen.

Fam. Amphictenidae: *Pectinaria belgica*. — Keine Corpora pedunculata. Zwei im Gehirn gelegene Pigmentbecherocellen; Palpen umgebildet, wahrscheinlich als „Mundtentakel" vorhanden; Antennen vielleicht nach Nilsson (1912) als Antennularmembran vorhanden.

Unterordnung Scoleciformia.

Fam. Opheliidae: *Ammotrypane aulogaster*. — Keine Corpora pedunculata. Keine Augen, Palpen reduziert, nur als „Palpode" vorhanden; keine Antennen.

Fam. Maldanidae: *Maldane* sp., *Clymenella* sp., *Rhodine Lovéni*. — Keine Corpora pedunculata. Keine Augen; Palpen reduziert, nur als „Palpode" vorhanden; keine Antennen.

Fam. Scalibregmidae: *Eumenia crassa*. — Keine Corpora pedunculata. Keine Augen, aber kleine Palpen; keine Antennen.

Unterordnung Sabelliformia.

Fam. Sabellidae: *Sabella pavonia*. — Keine Corpora pedunculata. Vier im Gehirn gelegene Pigmentbecheraugen; Palpen umgewandelt, als Kiemen vorhanden; keine Antennen.

Fam. Serpulidae: *Serpula vermicularis*. — Kleine, einfach gebaute Corpora pedunculata. Im Gehirn gelegene Pigmentbecheraugen; Palpen umgewandelt, als Kiemen vorhanden; keine Antennen.

* * *

Überblickt man die oben vorgelegte Übersicht, so bemerkt man sogleich, daß die Corpora pedunculata deutlich bei den Errantien und den sedentären Polychäten sehr verschiedenartig entwickelt sind. Bei den *Nereidiformia* (= *Polychaeta Errantia* + Fam. *Ariciidae*) habe ich Repräsentanten von sechs Familien untersucht; von diesen hatten drei Familien (*Hesionidae, Aphroditiidae, Nereidae*) gut entwickelte Corpora pedunculata, eine Familie (*Eunicidae*) Bildungen, die wahrscheinlich Corpora pedunculata in Ausbildung repräsentieren, eine (*Nephthydidae*) deutlich rückgebildete Organe dieser Art und nur eine (*Glyceridae*) entbehrt sie vollständig. Werden anstatt der Familien die beschriebenen vierzehn Gattungen berücksichtigt, gibt es acht Gattungen (*Podarke*, *Leocrates*[1]), *Lepidonotus*, *Harmothoe*, *Polynoe*, *Laetmonice*, *Sthenelais*, *Nereis*) mit gut entwickelten Corpora pedunculata, vier (*Leodice*, *Hyalinoecia*, *Diopatra*, *Lumbrinereis*) mit Corpora pedunculata in Ausbildung, eine (*Nephthys*) mit rückgebildeten Corpora pedunculata, und nur eine (*Glycera*) entbehrt sie vollständig.

Anders verhalten sich die Unterordnungen *Terebelliformia*, *Scolecidformia* und *Sabelliformia*, also die *Polychaeta Sedentariae*. Von den untersuchten neun Familien und dreizehn Gattungen hat nur eine Familie (*Serpulidae*) und eine Gattung (*Serpula*) kleine Corpora pedunculata, während alle übrigen Organe dieser Art entbehren.

Wenn die Entwicklung der Sinnesorgane alsdann mit dem Vorkommen der Corpora pedunculata verglichen wird, wird es sogleich offenbar, daß die Entwicklung der letztgenannten Organe deutlich in einer gewissen Beziehung zu der der Sehorgane steht. Unter den Errantien haben die mit gut entwickelten Corpora pedunculata versehenen

[1]) Nach Hessle (1925).

Gattungen der Familien *Hesionidae*, *Aphroditidae* und *Nereidae* meistens vier, zuweilen zwei große epitheliale Becher- oder Blasenaugen; die mit Corpora pedunculata in Entwicklung versehenen Gattungen der Familie *Eunicidae* haben entweder zwei große epitheliale Becher- oder Blasenaugen, oder sind blind, während die mit rudimentären Corpora pedunculata ausgerüstete Gattung *Nephthys* entweder unbedeutende Pigmentbecherocellen oder keine Augen hat und die Corpora pedunculata entbehrende Gattung *Glycera* blind ist. Bei den *Errantien* haben also alle mit gut entwickelten Corpora pedunculata versehene Gattungen große epitheliale Becher- oder Blasenaugen, während Gattungen mit rudimentären oder keinen Corpora pedunculata entweder unbedeutende subepitheliale Pigmentbecherocellen besitzen oder blind sind. Bei den Euniciden, die in Ausbildung begriffene Corpora pedunculata besitzen, ist aber die Entwicklung der Sehorgane eine höchst wechselnde.

Bei den *Sedentarien* kommen niemals die hochentwickelten epithelialen Augen vor, die kutikuläre Linsen besitzen, sondern wenn Sehorgane vorkommen, sind es kleine, entweder zwischen den Epithelzellen gelegene, subkutikuläre, invertierte Pigmentbecherocellen (*Cirratulus*, *Terebella*) oder auch in der Ganglienzellenschicht des Gehirns gelegene, subepitheliale Pigmentbecherocellen (*Amphicteis*, *Pectinaria*, *Serpula*, *Sabella*), während zahlreiche sedentäre Polychäten blind sind (*Terebellides*, *Melinna*, *Ammotrypane*, *Maldane*, *Clymenella*, *Rhodine*, *Eumenia*). Bei den Sedentarien steht also die Entwicklung der Sehorgane immer auf einem niederen Standpunkt, und *Serpula* ist auch die einzige aufgefundene Gattung dieser Gruppe, die Corpora pedunculata hat; *Serpula* ist auch die einzige bisher gefundene Gattung der Polychäten, die Globulizellen, Stiele und Glomeruli besitzt, aber keine epithelialen, sondern subepitheliale Sehorgane hat.

Betreffs der eventuellen Beziehung zwischen dem Vorkommen der Palpen und der Entfaltung der Corpora pedunculata ist es deutlich, daß die höchst entwickelten Corpora pedunculata bei denjenigen *Errantien* vorkommen, deren Palpen frei und deutlich als taktile und chemische Sinnesorgane ausgebildet sind, so bei Hesioniden, Aphroditiden und Nereiden, während die mit rückgebildeten Palpen versehenen Nephthydiden degenerierte Corpora pedunculata haben und die mit in besonderer Weise umgewandelten Palpen (?) ausgerüsteten Glyceriden keine Organe dieser Art besitzen. Bei den untersuchten *Sedentarien*, die beinahe niemals Corpora pedunculata haben (Ausnahme: *Serpula*) sind die Palpen nur bei den Scalibregmiden vom Nereidentypus, aber sehr klein; bei den übrigen sind sie immer, wenn wirklich vorhanden, umgewandelt oder reduziert und werden entweder als „tentakuläre Filamente“ (*Cirratulidae*), „Lippenfühler“ (*Terebellidae*), „Mundtentakel“ (*Ampharetidae*, *Amphictenidae*) und Kiemen (*Sabellidae*, *Serpulidae*) gut entwickelt

gefunden, oder auch sind sie nur als rudimentäre „Palpoden" vorhanden (*Opheliidae, Maldanidae*).

Die Antennen sind unter den Errantien im allgemeinen am besten bei den Euniciden und danach bei den mit wahren Corpora pedunculata ausgerüsteten Hesioniden, Aphroditiden und Nereiden entwickelt, während sie bei den mit rudimentären oder keinen Corpora pedunculata versehenen Nephthydiden und Glyceriden sehr klein sind und bei den ebenfalls Corpora pedunculata entbehrenden Sedentarien beinahe niemals vorkommen.

Obgleich es zwar Ausnahmen von der Regel gibt, kann in der obenstehenden Auseinandersetzung doch eine deutliche Beziehung zwischen der Entwicklung der Sinnesorgane des Kopflappens und der der Corpora pedunculata gefunden werden, *indem die Corpora pedunculata beinahe immer zusammen mit hochentwickelten epithelialen Becher- und Blasenaugen, mit freien, nicht sekundär als Kiemen, Mundtentakeln oder dergleichen umgewandelten Palpen und gut entwickelten Antennen auftreten.*

Die gefundene Beziehung zwischen der Ausbildung der peripheren Sinnesorgane und der der Corpora pedunculata ist so deutlich, daß ich glaube, daß eine Nachprüfung des Gehirns der Familie *Amphinomidae*, für die Racovitza (1896) keine Corpora pedunculata erwähnt, solche Organe zutage bringen soll, denn die Amphinomiden besitzen vier epitheliale Augen und gut entwickelte Palpen und Antennen. Dagegen muß ich zugeben, daß mein Studium der Arbeit Fraipont's (1884) über die Archianneliden mich nicht davon überzeugt hat, daß diese Polychäten Corpora pedunculata besitzen, wie Haller (1889) auf Grund Fraipont's Arbeit angibt. Die Archianneliden sollten also noch einmal in dieser Hinsicht untersucht werden, und die übrigen noch gar nicht in bezug auf das Vorkommen der Corpora pedunculata untersuchten Polychätenfamilien können vielleicht sichere Aufschlüsse über die phylogenetische Entwicklung dieser Organe geben, als die in der vorliegenden Arbeit behandelten es vermocht haben.

Die oben hervorgehobene, intime Beziehung zwischen der Entwicklung der Sinnesorgane und der Entfaltung der Corpora pedunculata bei den Polychäten wird leicht verständlich, wenn man die Arthropoden zum Vergleich heranzieht. Bei den Arthropoden stellen nämlich die Corpora pedunculata sekundäre Seh- und Riechzentren dar und dienen außerdem wenigstens bei den Crustaceen-Insekten als Kombinationszentren für den Sehsinn und den chemischen Sinn der Antennen (Antennulen), indem die primären Seh- und Riechbahnen sich sekundär mit den Glomeruli und Stielen der Corpora pedunculata verbinden, wie ich in einigen früheren Arbeiten (1924, 1925a, 1926a) gezeigt habe. Bei den Polychäten sind die Verbindungen zwischen den Palpen, die den Antennen der Arthropoden entsprechen, und den Corpora pedunculata

ebenso deutlich wie bei den Arthropoden und werden durch die Palpenglomeruli vermittelt, während die Faserverbindungen zwischen den Sehbahnen und den Stielen hier nicht so deutlich hervortreten; sie sind jedoch von Bergqvist (1925) und mir (1926 a) nachgewiesen und dürften bei einer eingehenderen Untersuchung mit Hilfe spezifischer Nervenfärbemethoden in ihren Einzelheiten klargelegt werden können.

Die mutmaßliche Phylogenie der Corpora pedunculata.

Die Frage nach dem Ursprung der Corpora pedunculata habe ich freilich nicht in der vorliegenden Arbeit mit Sicherheit entscheiden können; sie kann auch wahrscheinlich nicht durch bloß anatomisch-histologische Untersuchungen beantwortet werden, sondern sollte in erster Hand ontogenetisch behandelt werden. Den Ursprung muß man jedoch wahrscheinlich innerhalb der Polychätengruppe suchen, denn keine der Arbeiten über das Nervensystem der Turbellarien, die ich gelesen habe, beschrieb Bildungen, die Corpora pedunculata repräsentieren könnten, und die von mir selbst in dieser Hinsicht untersuchten Arten (*Dendrocoelum lacteum*, *Procerodes* (*Gunda*) *ulvae*, *Bdelloura candida*) hatten im Gehirn keine Corpora pedunculata. Bei *Bdelloura candida* enthält das Gehirn zwar eine unbedeutende Gruppe von kleineren, chromatinreicheren Ganglienzellen, die mit den vorderen, sensiblen Nerven der Körperspitze in Verbindung zu stehen scheinen, aber die Begrenzung der Ganglienzellengruppe ist nicht scharf, und da sie außerdem mit keinen stiel- oder glomeruliähnlichen Bildungen im Neuropilem verbunden wird, habe ich nicht gewagt, die bezügliche Zellengruppe mit den Corpora pedunculata der Polychäten in Beziehung zu setzen.

Meiner Meinung nach (vgl. S. 564) haben die Corpora pedunculata der Polychäten sich aus der vorderen Ganglienzellenschicht des Gehirns dadurch entwickelt, daß die Ganglienzellen eines gewissen Gebietes des „Cerveau antérieur", die mit den proximalen Endfasern der Palpennerven in intimer Verbindung stehen, sich aus diesem, früher einheitlichen Gehirnteil durch Verkleinerung des Zellkörpers, Verminderung des Plasmas und Zunahme des Chromatinhaltes der Kerne ausdifferenzierten, wobei ihre Neuriten zu Stielen zusammentraten und die Verbindungen zwischen den Dendriten und den Endkörbchen der Palpennervenfasern die Palpenglomeruli bildeten.

Die in dieser Arbeit betreffs des Baues der Corpora pedunculata vorgelegten Tatsachen zeigen, daß die Anzahl der Globuligruppen bei den Polychäten eine sehr wechselnde ist, indem sowohl einheitliche (*Podarke*, *Harmothoe*, *Polynoe*), wie zweiteilige (*Lepidonotus*, *Nereis pelagica*) und dreiteilige (*Sthenelais*, *Nereis diversicolor*) Globulizellgruppen bei den verschiedenen Arten, und sogar in derselben Familie (*Aphroditidae*), vorkommen. Es kann dann gefragt werden, ob einer oder drei Globuli

das Ursprüngliche ist. Obgleich die Bauverhältnisse der Corpora pedunculata der Nereidenarten vielleicht in entgegengesetzter Weise gedeutet werden können, glaube ich, daß von Anfang an nur ein einheitlicher Globulus ausgebildet wurde, der später durch Aufteilung die drei Gruppen von *Sthenelais* und *Nereis diversicolor* bildete, wobei anzunehmen ist, daß diese Entwicklung parallel und unabhängig voneinander innerhalb verschiedener Polychätengruppen vor sich ging. Der einfache Bau der Corpora pedunculata bei *Podarke* (Abb. 1) kann nämlich kaum anders als eine wirklich primitive Eigenschaft gedeutet werden, denn aus einem derartigen Globulus mit einheitlicher Ganglienzellenschicht und einfachen Brückenstielen können die komplizierter gestalteten Corpora pedunculata der übrigen Polychäten sich durch Aufteilung der Ganglienzellenschicht und Auswachsen von neuen Stielen entwickelt haben. Die exzessive Entfaltung der Corpora pedunculata der Xiphosuren und Pedipalpen (vgl. Hanström 1926 b) beweist, daß eine derartige gewaltige Ausbildung dieser Organe zu einer Zersplitterung der Stiele, bzw. zu einem Auswachsen von neuen Stielen und einer Lappenbildung der Globulizellenschicht führt, weshalb die mit einer einheitlichen oder einer zweigeteilten Globulizellenschicht versehenen Corpora pedunculata der Gattungen *Harmothoe*, *Polynoe* und *Lepidonotus* wahrscheinlich Stadien repräsentieren, die von der mit drei Globuli versehenen Gattung *Sthenelais* überwunden sind. Die Dreizahl der Globuli wäre demnach keine primitive Eigenschaft der Polychäten, aber der Bau der Corpora pedunculata der Arthropoden berechtigt doch die Theorie Holmgrens (1916), daß die Urarthropoden mit dreiteiligen Corpora pedunculata ausgerüstet waren und also von Polychäten mit derartig ausgebildeten Gehirnen herstammen (vgl. Hanström 1926 b, S. 67).

Die *Euniciden* besitzen also nach der hier vorgelegten Theorie noch keine entwickelten Corpora pedunculata, sondern einen undifferenzierten Cerveau antérieur mit Corpora pedunculata nur in der Anlage. Die *Hesioniden* mit einfach gebauten, aber echten Corpora pedunculata und die *Nereiden* mit mäßig großen stellen zwei weitere Entwicklungsstufen dieser Organe dar, die unter den Polychäten sowohl anatomisch wie histologisch ihren Gipfelpunkt bei den *Aphroditiden* erreichen, wo die Corpora pedunculata den wichtigsten Gehirnteil ausmachen und bei *Sthenelais* ein Volumen erreichen, das 30 vH des ganzen Gehirns bildet (vgl. Hanström 1926 c, S. 157). Schon bei einigen Errantien tritt aber eine Rückbildung der Corpora pedunculata im Zusammenhang mit Umbildungen oder Reduktion der Palpen und schlechterer Entwicklung oder Verschwinden der Sehorgane auf, so bei den *Glyceriden*, wo die Palpen (?) wahrscheinlich in einer übrigens beispiellosen Weise differenziert sind, und bei den *Nephthydiden*, wo die Palpen rudimentär geworden oder vollständig verschwunden sind. Daß die *Polychaeta*

Sedentariae auch nicht vom Anfang an Corpora pedunculata entbehrt haben, geht daraus hervor, daß rudimentäre Organe dieser Art bei *Serpula* vorkommen, wie auch daraus, daß die sedentären Polychäten im allgemeinen spezialisierter als die Errantien gebaut sind. Dabei ist es charakteristisch, daß wie bei den Errantien nicht nur eine Reduktion der Palpen ein Verschwinden der Corpora pedunculata zustande bringt (bei den *Scoleciformia*), sondern auch eine Umwandlung und Spezialisierung derselben eine gleichartige Folge hat (bei den *Terebelliformia* und *Sabelliformia*).

Die Segmentierung des Polychätengehirns.

Was die Segmentierung des Polychätengehirns betrifft, hat ja Racovitza (1896) die ursprüngliche Dreiteiligkeit desselben verteidigt und Nilsson (1912), jedoch mit eigener Verwahrung, diese Theorie weiter ausgebaut, indem er zu beweisen versucht hat, daß das Polychätengehirn aus drei Paar vorwärts verschobenen Pedalganglien zusammengesetzt sein würde. Ich hoffe später Gelegenheit zu erhalten, auf diesen Gegenstand zurückzukommen, habe aber in der vorliegenden Arbeit gezeigt, daß es bei den fünfzehn untersuchten Familien sehr schwer oder unmöglich ist, von morphologischen Gesichtspunkten eine Dreiteilung des Polychätengehirns durchzuführen, da die drei Gehirnteile Racovitzas immer viel intimer miteinander verwachsen sind als die drei echten Segmente der Arthropodengehirne — und wenn eine auf anatomischen Gründen gefußte Dreiteilung des Polychätengehirns annähernd motiviert werden kann, wie bei den Euniciden, so ist noch gar nicht bewiesen, daß den drei Teilen der Wert von segmentalen Bildungen zuerteilt werden darf. Ähnliche Gesichtspunkte sind auch von *Storch* (1913) kräftig hervorgehoben.

Eine andere Auffassung betreffs der Segmentierung vertritt — wie früher erwähnt wurde — auch Holmgren (1916); er homologisiert das Polychätengehirn mit dem Proto- und Deuterocerebrum der Arthropoden, deren Vorderhin er als sekundär segmentiert ansieht. Später hat Söderström, zuerst 1920 und dann 1925, in Polemik mit Hammarsten-Runnström (1918, 1926) und teilweise auf die Arbeiten Storchs (1912, 1913) gestützt, behauptet, daß das Nuchalorgan einem zephalisierten Körpersegment zugehören sollte und, dieses in Übereinstimmung mit Storch, daß die Palpen ebenfalls ursprünglich postcerebrale Bildungen seien. Die neuen Untersuchungen Heiders (1923, 1925) und Bernerts (1926) über das stomatogastrische Nervensystem von *Eunice* und *Hermione* müssen bei der Erwägung dieser Frage berücksichtigt werden. Die sehr genaue und ausführliche Beschreibung des stomatogastrischen Nervensystems von *Hermione*, die der letzte Autor gegeben hat, scheint zu beweisen, daß wenigstens diese Gattung ein solches Nervensystem

hat, das gut mit dem der Insekten und mancher Crustaceen übereinstimmt. Vom untersten Teil des Gehirns (dem „stomatogastrischen Ganglion" Bernerts), unter dem Palpenganglion, gehen zwei Nerven nach vorn und unten, geben Zweige nach der Oberlippe und ziehen dann unmittelbar nebeneinander nach hinten längs der Dorsalfläche des Mundes, treten wieder auseinander und begeben sich auf die Seiten des Vorderdarms, den Ösophagus und den Magen innervierend.

Bernert selbst macht keine Vergleiche mit den Arthropoden; seine Abbildungen zeigen jedoch, daß die beschriebenen nach vorn ziehenden Nerven den Labrofrontalnerven der Insekten und die rückwärts ziehenden Teile der stomatogastrischen Nerven von *Hermione* den Nervi recurrentes der Insekten entsprechen. Eine Verschiedenheit ist zwar, daß *Hermione* ein Frontalganglion entbehrt. Wenn keine sekundäre Verschiebung der stomatogastrischen Nerven bei dieser Gattung stattgefunden hat, kommt hier also wahrscheinlich ein mit dem Tritocerebrum der Arthropoden gleichwertiger Gehirnteil vor, welcher die unbedeutenden Vorwölbungen unter dem Ursprung der Palpennerven und in der Nähe der Schlundkonnektive bilden. Dies braucht aber indessen gar nicht zu bedeuten, daß auch die „Palpenganglien" nach vorn gerückte somatische Ganglien wären; dagegen sprechen ihre deutlich präösophageale Kommissur und die intimen anatomischen und histologischen Verbindungen der Palpenglomeruli mit den bei den Arthropoden protocerebralen Corpora pedunculata. Vorläufig bin ich also geneigt anzunehmen, daß das Gehirn von *Hermione* (und auch wahrscheinlich das der anderen Aphroditiden) aus den folgenden Teilen besteht:

1. einem ursprünglich unsegmentierten Vorderhirn, das dem Proto-Deuterocerebrum der Arthropoden entspricht, das die Sehzentren, die Corpora pedunculata und die Palpenglomeruli enthält und die Augen, die Palpen und das Nuchalorgan innerviert; und

2. einem Hinterhirn, das dem Tritocerebrum der Arthropoden entspricht, dem stomatogastrischen Nervensystem den Ursprung gibt, und ein nach vorn gerücktes somatisches Ganglion ist, welches bei dieser Verschiebung ihre segmentalen Anhänge verloren hat (bei den Insekten entbehrt gerade das Tritocerebrum jegliche Anhänge).

Die früheren Autoren sollten gemäß dieser Deutung jeder zum Teil Recht haben; wie Holmgren kann ich nicht eine Trennung der Corpora pedunculata von den Palpenglomeruli motiviert finden, aber glaube in Übereinstimmung mit Storch und Söderström, daß eine Zephalisation der somatischen Ganglien wenigstens bei einigen Polychäten stattgefunden hat, obgleich ich freilich nicht annehmen kann, daß die Palpen einem zephalisierten Segment zugehören sollten. Das Verhältnis, daß das Nuchalorgan sich zuweilen nach Söderström (1920) metamer wiederholen kann, stellt meines Erachtens keine Einwendung gegen die

hier vorgeführte Theorie dar, und die gewaltige Entwicklung desselben bei den Spioniden kann wie Hammarsten-Runnström (1926) hervorheben, sekundärer Natur sein.

Inwiefern eine derartige Zephalisation bei anderen Polychäten vorkommt, muß künftigen Untersuchungen vorbehalten werden; ich hatte leider gar nicht meine Aufmerksamkeit vom Anfang an auf diese Frage gerichtet, da ich ursprünglich nur beabsichtigte, die Bauverhältnisse der Corpora pedunculata bei verschiedenen Polychäten zu studieren. Die Zephalisation dürfte indessen jedenfalls auf ein Zusammenschmelzen des ersten somatischen Ganglions mit dem Gehirn beschränkt sein, da sämtliche von mir untersuchte Polychätenfamilien ein einfacher gebautes Gehirn als die Aphroditiden besitzen und keine auffallenden ventralen Vorwölbungen des Gehirns haben, die als Zeichen einer Zusammenschmelzung gedeutet werden könnten.

Auf dem vergleichend-anatomischen Gebiet des Nervensystems der Polychäten ist also eine ausführliche Untersuchung der Entwicklung des Gehirns und des ganzen Prostomiums verschiedener Familien dringend notwendig, und daneben wäre eine genaue topographisch-histologische Übersicht des Gehirns der Amphinomiden und anderer primitiv gebauter Polychäten von großem Interesse. Erst wenn solche Untersuchungen vorliegen, kann ein bestimmtes Urteil über die verschiedenen, oben referierten Ansichten betreffs der Segmentierung des Polychätengehirns gefällt werden.

Literaturverzeichnis.

Benham (1910): Polychaet Worms. The Cambridge Natural History: Worms, Rotifers and Polyzoa. — **Bergqvist** (1925): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie des oberen Schlundganglions bei *Harmothoe imbricata*. Arkiv f. zool. **17** A. — **Bernert** (1926): Untersuchungen über das Zentralnervensystem der *Hermione hystrix*. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere **6.** — **Dechant** (1906): Beiträge zur Kenntnis des peripheren Nervensystems des Regenwurmes. Arb. d. zool. Inst. Wien **16.** — **Dujardin** (1850): Mémoires sur le système nerveux des Insectes. Ann. d. Sci. nat. zool. 3. Série, **14.** — **Ehlers** (1868): Die Borstenwürmer. Leipzig 1864—1868. — **Fauvel** (1897): Recherches sur les Amphartétiens. Bull. scient. France et Belgique (4). **30.** — **Fortuyn** (1920): Die Leitungsbahnen im Nervensystem der wirbellosen Tiere. Haarlem 1920. — **Fraipont** (1884): Recherches sur le systéme nerveux central et peripherique des Archiannelides. Arch. de biol. **5.** — Ders. (1887): Le genre *Polygordius*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XIV. Monogr. — **Gicklhorn-Keller** (1926): Über den Bau, die Innervierung und Funktion der Riechstäbe von *Daphnia magna*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **127.** — **Gravier** (1898): Etude du Prostomium des Glycériens suivie de considérations générales sur le Prostomium des Annélides Polychètes. Bull. scient. de la France et de la Belgique **31.** — **Haller** (1889): Beiträge zur Kenntnis der Textur des Central-Nervensystems höherer Würmer. Arb. d. zool. Inst. Wien **8.** — **Hamaker** (1898): The nervous system of *Nereis virens* Sars. Bull. mus. comp. zool., Harvard Coll. **32.** — **Hammarsten-Runnström** (1926):

Ein Beitrag zur Diskussion über die Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken. Acta Zoologica **7.** — **Hanström** (1924): Untersuchungen über das Gehirn, insbesondere die Sehganglien der Crustaceen. Arkiv f. zool. **16.** — Ders. (1925a): The olfactory centers in Crustaceans. Journ. of comp. neurol. **37.** — Ders. (1925b): Über die sogenannten Intelligenzsphären des Molluskengehirns und die Innervation des Tentakels von *Helix*. Acta zoologica **6.** — Ders. (1926a): Eine genetische Studie über die Augen und Sehzentren von Turbellarien, Anneliden und Arthropoden. Kungl. Svenska Vetenskapsak. Handl., Tredje Ser., **4.** — Ders. (1926b): Das Nervensystem und die Sinnesorgane von *Limulus polyphemus*. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Handl., N. F. **37.** — Ders. (1926c): Untersuchungen über die relative Größe der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise. Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forschung **7.** — **Heider** (1923): Über das Nervensystem der Eunicidae. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. **27.** — Ders. (1925): Über *Eunice*. Systematisches, Kiefersack, Nervensystem. Zeitschr. f. wiss. Zool. **125.** — **Hempelmann** (1911): Zur Naturgeschichte von *Nereis dumerilii*. Zoologica, H. 62. Stuttgart 1911. — **Hess** (1923): Sense Organs of *Lumbricus terrestris*. Anat. record. 1923. — Ders. (1925): Nervous system of the earthworm, *Lumbricus terrestris*. Journ. of morphol. **40.** — **Hessle** (1917): Zur Kenntnis der Terebellomorphen Polychäten. Zool. Bidrag fr. Uppsala **5.** — Ders. (1925): Einiges über die Hesioniden und die Stellung der Gattung *Ancistrosyllis*. Arkiv f. zool. **17** A. — **Holmgren** (1916): Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychäten, Onychophoren usw. K. Svenska Vetenskapsak. Handl. **56.** — **Jourdan** (1887): Histologie du genre *Eunice*. Ann. des Sc. natur., zool. VII. Ser., **2.** — Ders. (1891): L'innervation de la trompe des Glycères. Cpt. rend. séances de l'acad. des sciences, Paris **112.** — **Kallenbach** (1883): Über *Polynoe cirrata*. Inaug.-Diss. Univ. Jena. Eisenach 1883. — **Kükenthal** (1887): Über das Nervensystem der Opheliaceen. Jenaische Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss. **20.** — **Langdon** (1900): The sense-organs of *Nereis virens*. Journ. of comp. neurol. **10.** — **Levinsen** (1884): Systematisk-geografisk Oversigt over de Nordiske Annulata etc. Vidensk. Meddel. nat. Foren. Kjöbenhavn 1882—1884. — **Lewis** (1898): Studies on the central and peripheral nervous system of two Polychaete Annelids. Proc. Americ. Acad. Art Sci. **33.** — **Malaquin** (1893): Recherches sur les Syllidiens. Mém. soc. sci. et arts. Lille 1893. — **Meyer, E.** (1887): Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel **7.** — Ders. (1888): Studien über den Körperbau der Anneliden. Ebenda **8.** — Ders. (1882): Zur Anatomie und Histologie von *Polyophtalmus pictus*. Arch. f. mikroskop. Anat. **21.** — **Meyer, A.** (1926): Die Segmentalorgane von *Tomopteris catharina* nebst Bemerkungen über das Nervensystem, die rosettenförmigen Organe und die Cölombewimperung. Zeitschr. f. wiss. Zool. **137.** — **Nilsson** (1912): Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Polychäten. Zool. Bidrag fr. Uppsala **1.** — **Plate** (1922): Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Erster Teil. Nervensystem. Jena 1922. — **Pruvot** (1885): Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annelides Polychaetes. Arch. de zool. exp. et gén. (2), **3.** — **Pruvot-Racovitza** (1895): Materiaux pour la fauna des Annelides de Banyuls. Ibid. Ser. 3, **3.** — **Racovitza** (1896): Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychétes. Ibid. Ser. 3, **4.** — **Retzius** (1891): Über Nervenendigungen an den Parapodienborsten und über die Muskelzellen der Gefäßwände bei den polychäten Annulaten. Biol. Fören. Förh., Stockholm **3.** — Ders. (1892): Das sensible Nervensystem der Polychäten. Biol. Untersuchungen, N. F., **4.** — Ders. (1895): Zur Kenntnis des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychäten. Ebenda **7.** — Ders. (1900): Zur Kenntnis des sen-

siblen und des sensorischen Nervensystems der Würmer und Mollusken. Ebenda **9.** — Ders. (1902): Weiteres zur Kenntnis der Sinneszellen der Evertebraten. Ebenda **10.** — **Rhode** (1887): Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Zool. Beiträge **2.** — **Spengel** (1881): *Oligognathus bonellie*, eine schmarotzende Eunice. Mitt. d. zool. Stat. zu Neapel **3.** — **Söderström** (1920): Studien über die Polychätenfamilie Spionidae. Inaug.-Diss. Uppsala 1920. — Ders. (1923): Über die Zunahme der dorsalen Sinnesorgane bei *Nerine fuliginosa*, ein Beitrag zur Frage nach der physiologischen Bedeutung dieser Organe. Zool. Bidrag fr. Uppsala **8.** — Ders. (1925): Die Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken. Uppsala 1925. — **Storch** (1912): Zur vergleichenden Anatomie der Polychäten. Verhandl. d. kais.-königl. zool.-bot. Ges. in Wien **62.** — Ders. (1913): Vergleichend-anatomische Polychätenstudien. Ber. d. kais. Akad. Wissensch., Mathem.-naturw. Kl. **122.** — **Wallengren** (1901): Das periphere Nervensystem der Proboscis bei Polychäten. Jenaische Zeitschr. f. d. ges. Naturw. **36.**

(Aus der Zoologischen Station Neapel.)

BIOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN AN JANTHINA.

(Mit Unterstützung des International Education Board New York.)

Von

GOTTFRIED FRAENKEL
(z. Zt. Neapel).

Mit 7 Textabbildungen und Tafel III.

(Eingegangen am 23. Dezember 1926.)

Inhalt.

Seite
Einleitung 597
Beschreibung des Tieres 598
Vorkommen 600
Der Floßbau 600
Das Floß 603
Die Eikapseln 604
Die Eier 605
Die Entwicklung 506
Geschlechtsverhältnisse 607
Literatur 608

Einleitung.

In den letzten Tagen des Mai 1926 wehte ein kräftiger, einige Tage anhaltender Südwind eine große Menge Janthinen in den Golf von Neapel. *Janthina* lebt bekanntlich auf der Hochsee und gelangte deshalb bisher selten lebend in ein zoologisches Laboratorium. So kommt es, daß unsere Kenntnis über die Biologie dieses Tieres äußerst spärlich ist. Der erste Autor, der *Janthina* erwähnt, ist FABIUS COLONNA (1616). In der Folge sind, namentlich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, eine Reihe kleiner Studien über *Janthina* veröffentlicht worden, ich nenne vor allem CUVIER (6), COATES (3), A. COSTA (5) und DELLE CHIAIE (7). Die erste und bis heute einzige Schilderung des Floßbaues stammt von LACAZE-DOUTHIER (9). Späterhin hat SIMROTH (12) die bei der Planktonexpedition aufgefischten Janthinen bearbeitet. In allerneuester Zeit sind über die Geschlechtsverhältnisse zwei sehr interessante Mitteilungen von PRUVOT-FOL (11) und ANKEL (2) erschienen.

Leider fehlt bis heute eine einigermaßen richtige brauchbare Abbildung einer *Janthina*. LACAZE-DOUTHIER bringt in seiner sonst ausgezeichneten Arbeit über den Floßbau einige sehr unglückliche Ab-

bildungen, die an mehreren Stellen (Brehms Tierleben, Bronns Klassen und Ordnungen, Lang-Hescheler, Vergl. Anat.) nachgedruckt sind. Eine ebenso unbrauchbare Abbildung bringt Quoy et Gaimard in Voyage de l'Astrolobe autour du monde 1832—1834, Taf. 29. Sie ist bei E. Young, Traité de Zoologie des animeaux invertébrés 1920, S. 463 sowie in Leunis' Synopsis der Tierkunde nachgedruckt.

Es ist unmöglich, sich aus den vorhandenen Abbildungen eine richtige Vorstellung vom Aussehen einer *Janthina* zu machen. Diesen Mangel auszufüllen ist die erste Veranlassung der vorliegenden Studie gewesen. Es sollen hier nur einige Beobachtungen mitgeteilt werden, die ich an Janthinen an den wenigen Tagen, solange die Tiere am Leben blieben, anstellen konnte. Mögen sie dazu beitragen, unser Wissen von dem äußerst interessanten Tier in manchen Beziehungen zu ergänzen und namentlich viele undeutliche Vorstellungen zu klären.

Beschreibung des Tieres.

Zu der hier folgenden Beschreibung des Tieres vergleiche man die Abbildungen 1 und 2 sowie die Photographien Taf. III, Abb. 1 und 2.

Die Schnecke haftet in umgekehrter Lage mit der Fußsohle nach oben am Floß. Nur der hintere Teil des Fußes klebt am Floß fest, der vordere Teil, das Propodium, ist löffelartig geformt und wird frei ins Wasser gestreckt. Die Schnauze ist sehr beweglich und kann sehr weit vorgestreckt werden. In der Mundöffnung ist dann die Radula sichtbar. Auf den Abb. 1 und 2 ist die Schnauze in ausgestrecktem Zustande dargestellt. Die Fühler sind bei der mir vorliegenden Art an der Basis etwas gespalten, jedoch nicht bei allen Exemplaren kann man die Spaltung wahrnehmen.

Augen sind nicht vorhanden, ebenso fehlt die Statozyste. Der Verlust dieser Organe wird allgemein auf die festsitzende Lebensweise zurückgeführt.

Janthina besitzt keinen Deckel. Wenn das Tier sich zurückzieht, wird der Rand der Schale fest an das Floß gepreßt. Die Schale ist sehr leicht und zerbrechlich.

Das Floß besteht aus in Schleim eingehüllten Luftblasen. Es ist sehr leicht, sich eine Vorstellung von seinem Aussehen zu machen, das Floß sieht nämlich aus wie Schaum. An der Unterseite des Flosses hängen die Eikapseln.

Die Färbung von *Janthina* ist wie die Farbe vieler Hochseetiere blau. Jedoch ist die Intensität der Färbung an verschiedenen Stellen sehr verschieden. Nach Simroth „hängt die Färbung vom Lichte ab. Alle nach oben gekehrten Teile sind blau". Ich kann diese Gesetzmäßigkeit durchaus nicht bestätigen. So ist z. B. die äußerste Spitze der Schnauze dunkelblau gefärbt, während der übrige Teil des Vorderendes

ganz hell ist. Auffallend ist vor allem die tiefblaue, fast schwarze Färbung der ganzen Fußsohle.

Simroth nimmt an, daß die blaue Färbung verschiedener, an der Meeresoberfläche lebender Tiere (*Vellela*, *Physalia*, *Janthina*) als Schutz-

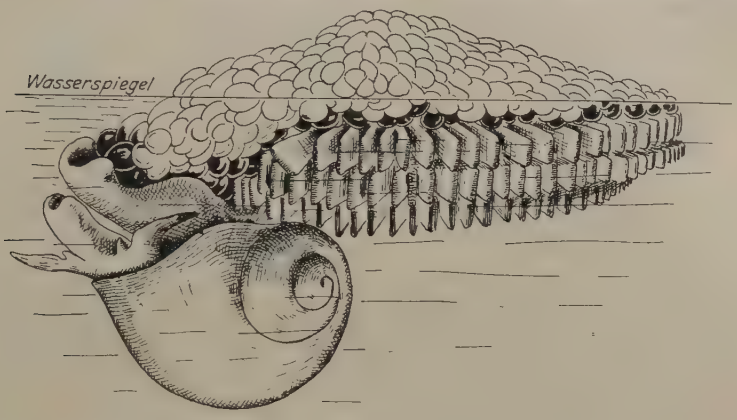


Abb. 1. *Janthina* von der Seite gesehen. Beschreibung im Text. Vergrößerung etwa 3/2.

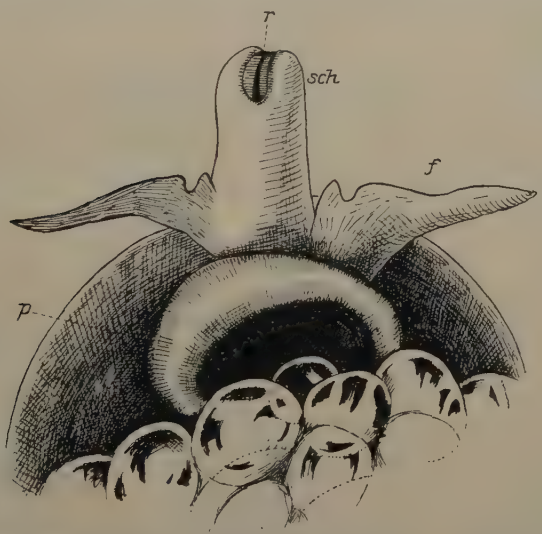


Abb. 2. *Janthina* von oben gesehen. *f* = Fühler; *sch* = Schnauze *r* = Radula; *p* = Propodium. Vergrößerung etwa 3/1.

färbung gegen Wasservögel aufzufassen ist. Hensen glaubt dagegen, daß die blaue Farbe gerade ein Schutz gegen Wasserbewohner ist. Er schreibt über *Janthina*[1]): „An ihrem schaumigen Speichel hängend,

[1]) Einige Ergebnisse der Planktonexpedition. In: Sitzungsber. d. Berlin. Akad. d. Wissensch. 1890.

der als Segel dient, und ein Schutz gegen die Wasservögel ist, weil er aufs Täuschendste die Flocken des Wellenschaumes nachahmt, treiben sie dahin, gegen die Meeresbewohner durch die blaue Farbe ihrer Schale gedeckt."

Ich kann die Beobachtungen Hensens über das Aussehen des Flosses nur bestätigen. Es dürfte auch für ein geübtes Auge nur bei ganz ruhigem Wasserspiegel möglich sein, vom Bord eines Schiffes aus eine *Janthina* zu erkennen.

Vorkommen.

Über das Vorkommen von *Janthina* gibt es wenig exakte Angaben. *Janthina* soll in allen tropischen und subtropischen Meeren zu finden sein. Brandt berichtet von riesigen Schwärmen, die auf der Planktonexpedition durchfahren wurden. An die Küste wird die Schnecke nur durch starke Stürme verschlagen. So ist die Schnecke nach den Angaben Lo Biancos im Golf von Neapel zwischen 1871 und 1900 nur etwa sechsmal (una mezza dozzina di volte) erschienen. Seitdem ist sie erstmalig wieder 1926 gefunden worden. Delle Chiaie schreibt, daß er *Janthina* im Jahre 1824 und dann erst wieder im Jahre 1840 gefunden habe. Nach Lo Bianco werden die Schnecken von starken Südwest- und Südoststürmen in den Golf getrieben. Auch in diesem Jahr wehten vor dem Auftreten der Schnecken anhaltende Südwinde.

In manchen Jahren sind nur wenige Exemplare gefunden worden. Im Jahre 1926 erschienen im Golf von Neapel große Schwärme, gleichzeitig an mehreren Stellen, bei Sorrent, am Posilippo, bei Torregaveta. Angeschwemmte Schalen kann man am Strand von Cumae und Paestum finden.

Der Floßbau.

Beim Bau des Flosses ist nur der vorderste Teil des Fußes, das Propodium in Bewegung. Der Fuß führt dabei folgende Bewegungen aus: (vergleiche dazu die Abb. 3 und 4).

1. Das Propodium befindet sich unter dem Wasserspiegel und liegt mit seinen Rändern dem Flosse an (Abb. 3, 1; Abb. 4, 1).

2. Das Propodium kriecht am Floß in die Höhe. Wenn der Wasserspiegel erreicht ist, biegt es ungefähr im rechten Winkel um und kriecht am Wasserspiegel in Richtung vom Flosse weg. Dabei ist also die Sohlenfläche des Fußes nach oben gerichtet (Abb. 3, 2; Abb. 4, 2).

3. Der Fuß kriecht am Wasserspiegel in derselben Richtung weiter. Dabei kann man beobachten, daß auf der Sohlenfläche lebhafte Schleimausscheidung stattfindet. Die Sohlenfläche wird vom Wasser nicht benetzt (Abb. 3, 3; Abb. 4, 3).

4. Nun höhlt sich allmählich der vorderste Teil des Propodiums nach unten aus. Dabei bleiben die Ränder am Wasserspiegel, so daß

Wasser nicht nachfließen kann. Der Fuß nimmt zuerst die Form eines Löffels an, allmählich wird die Höhlung immer kugeliger. Der am Wasserspiegel anliegende Rand ist kreisförmig gebogen (Abb. 3, 4; Abb. 4, 4).

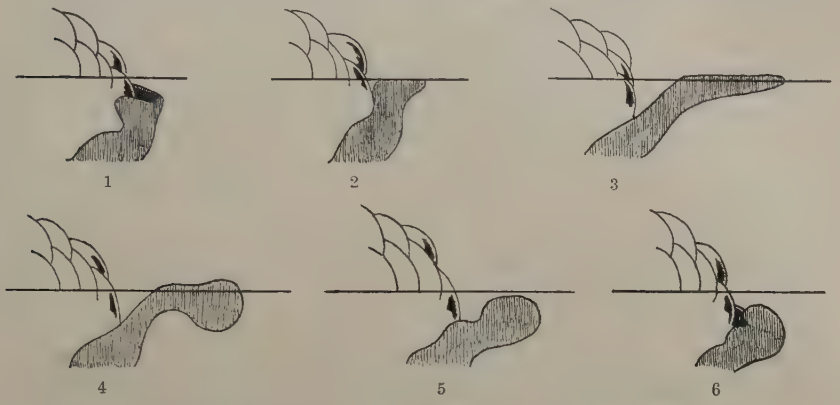


Abb. 3, 1–6. Schematische Figuren der Bewegung des Fußes beim Fang einer Luftblase. Von der Seite gesehen.

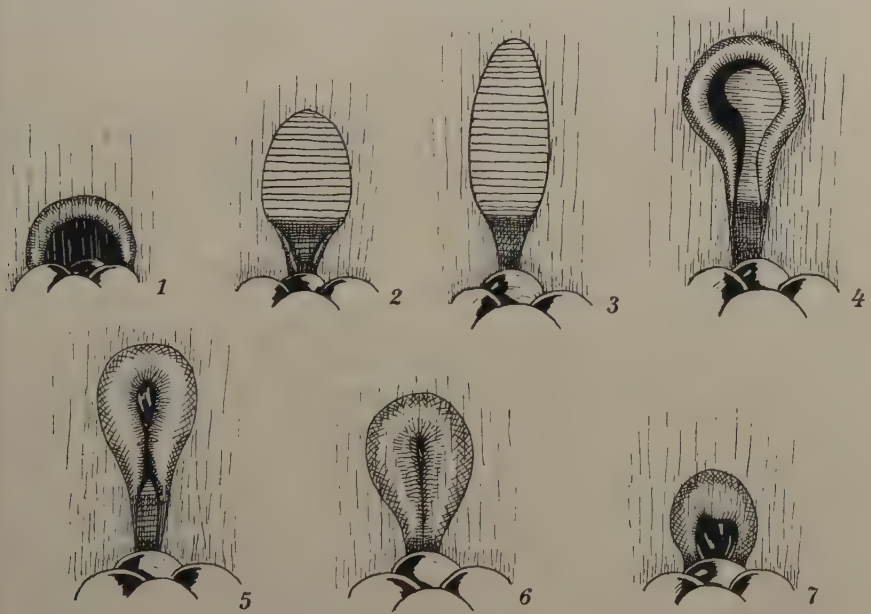


Abb. 4, 1–7. Schematische Figuren der Bewegung des Fußes beim Fang einer Luftblase. Von oben gesehen.

5. Die Ränder des Fußes ziehen sich am Wasserspiegel zusammen, so daß der Hohlraum des Fußes auch nach oben verschlossen ist. Die Schließung kann auf verschiedene Weise geschehen. Manchmal nähern

sich nur die beiden Seitenränder, so daß ein Schlitz entsteht, der immer enger wird. Manchmal zieht sich auch der ganze Rand gleichmäßig und gleichzeitig zusammen, ähnlich dem Verschluß einer Irisblende (Abb. 4, 5).

6. Wenn die Höhlung oben vollständig verschlossen ist, taucht der Fuß unter die Wasseroberfläche und wird zum Tier zurückgezogen. Im Hohlraum des Fußes ist eine Luftblase gefangen (Abb. 3, 5; Abb. 4, 6).

7. Der Fuß wird bis ans Floß zurückgezogen und ans Floß gepreßt. Dabei öffnet er sich langsam. Die neugefangene Luftblase ist bereits mit Schleim umhüllt. Der Schleim erhärtet schnell und die Blase klebt am Vorderende des Flosses an den übrigen Blasen fest (Abb. 3, 6; Abb. 4, 7).

Der ganze Vorgang, der hier geschildert wurde, dauert ungefähr 30—40 Sekunden, gerade so lang, daß die einzelnen Phasen gut zu beobachten sind.

Manchmal kommt es vor, daß beim Untertauchen des geschlossenen Fußes Wasser einläuft. Der Fuß vollendet dann seine Tätigkeit, er wird zurückgezogen, ans Floß gepreßt usw., obwohl er gar keine Luftblase enthält. Aus dieser Reaktion kann man schließen, daß das Einfangen der Luftblasen einen Kettenreflex (Loeb) darstellt. Es verlaufen die einzelnen Bewegungen in regelmäßiger Folge, eine Bewegung löst die folgende Bewegung aus.

Noch klarer wird diese Auffassung durch folgenden Versuch: Eine *Janthina* liegt vom Floß abgelöst am Boden eines Glasgefäßes. Das Propodium streckt sich und schwenkt nach allen Seiten, als wollte es den Wasserspiegel suchen. Berührt man die Sohlenfläche des Propodiums mit einem geeigneten Gegenstand, etwa mit der Fingerspitze oder dem rundgeschmolzenen Ende eines dicken Glasstabes, so kriecht die Sohle hier entlang. Darauf erfolgen dieselben Bewegungen, die beim Fang der Luftblasen hintereinander ablaufen. Der Fuß vollführt in geordneter Folge die Bewegungen des Floßbaues, aber *unter* Wasser fern vom Wasserspiegel. Durch Berührungsreize an der Sohle des Propodiums wird eine Folge wohl koordinierter Bewegungen in geregelter Reihenfolge ausgelöst. Diese Reaktion weist darauf hin, daß die Bautätigkeit einen Kettenreflex darstellt.

Es werden unmittelbar hintereinander immer 6—10 Blasen gebildet, dann erfolgt eine Ruhepause einige Minuten lang, darauf tritt eine neue Bauperiode ein. Ob die Blasen in bestimmter Reihenfolge angeheftet werden, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Es schien mir in einem Falle so, als ob die Blasen immer in bestimmter Reihenfolge angeheftet würden, und zwar von links nach rechts, und daß der Fuß, wenn der Rand des Flosses erreicht war, eine Schwenkung nach links machte und wieder nach rechts baute. Jedoch ist es durch die periodischen Ruhepausen sehr schwer, hier eine Regel zu finden.

Um den Beginn der Anlage eines Flosses zu sehen, löste ich eine Schnecke von ihrem Flosse ab und legte sie auf den Grund eines Schälchens. Unter Wasser am Grunde liegend ist *Janthina* ganz hilflos. Sie vermag nicht zu kriechen. Der Fuß führt nach allen Richtungen Schwenkungen aus. Nun füllte ich nur soviel Wasser auf, daß das Vorderende des Fußes auf seinen Suchbewegungen den Wasserspiegel erreichen konnte. Das Tier begann sofort zu bauen. Die Blasen wurden vom Propodium nach hinten geschoben und an der Fußsohle festgeklebt.

Bemerkenswert ist, daß die ersten Blasen eines Flosses kugelrund sind. Später ist ihre Form ellipsoid. Dies ist auf zweifache Weise zu erklären. Die ersten Blasen können sich noch nicht gegenseitig deformieren. Außerdem spielt die Form des Propodiums beim Erhärten der Blasenwand eine Rolle. Bei den ersten Blasen erhärtet die Blasenwand im Propodium und die Blase bleibt kugelförmig. Bei der Bildung der späteren Blasen wird das Propodium während der Erhärtung fest gegen das Floß gepreßt. Dadurch wird die Blase breitgedrückt und nimmt ellipsoide Form an.

Als etwa 15 Blasen gebildet waren, schwamm das Tier frei am Wasserspiegel.

Das Floß.

Die Anordnung der Blasen im Floß läßt eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkennen (vgl. Photographie Taf. III, Abb. 3). Es ist aber zweifelhaft, ob die Regelmäßigkeit auf der Anlage beim Bau beruht oder ob sie rein mechanisch durch gegenseitigen Druck, den die Blasen aufeinander ausüben, entsteht.

Im Innern eines Flosses sind die Blasen gegeneinander abgeplattet und haben polyedrische Form. Auf den Außenseiten ist die Form ellipsoid, im Anfangsteil des Flosses kugelrund.

Das Floß ist spiralig gebogen, der älteste Teil ist innen. Hier ist auch die höchste Stelle des Flosses. Die Schnecke sitzt am äußersten Ende der Spirale. Ein großes Floß mißt aufgerollt etwa 12 cm Länge, die Breite beträgt 2 cm. Wenn das Floß diese Länge erreicht hat, ist der Zusammenhang zwischen alten und neuen Teilen sehr locker. Das Floß bricht irgendwo auseinander. Man findet in einem Schwarm von Janthinen stets viele alte Flöße ohne Tiere, und stets viele Janthinen an kleinen frischgebauten Flößen. Man kann sich an großen Flößen sehr leicht davon überzeugen, wie locker der Zusammenhang ist.

Der Spiralform des Flosses scheint eine gewisse Bedeutung zuzukommen. Wäre das Floß gerade gestreckt und die Schnecke säße an einem Ende, so würde das Gewicht der Schnecke nur von einem kleinen Teil des Flosses getragen. Dadurch, daß das Floß spiralig zusammen-

gerollt ist, trägt das ganze Floß das Gewicht. Offensichtlich ist auch die Festigkeit des Flosses durch die spiralige Form wesentlich erhöht. Ein langes Band würde leichter vom Wellenschlag beschädigt werden.

Die Eikapseln.

Die ganze Unterseite des Flosses wird von den Eikapseln bedeckt. Betrachtet man die Art der Anheftung im Querschnitt (vgl. Abb. 5), so gewahrt man, daß alle Kapseln an einem Schleimband hängen, das sich ungefähr in der Mitte des Flosses hinzieht. Das Band ist in seiner Längsrichtung mit Graten versehen, auf dem Querschnitt erscheinen sie als Spitzen. Auf der Photographie Taf. III, Abb. 4 sind die Eikapseln

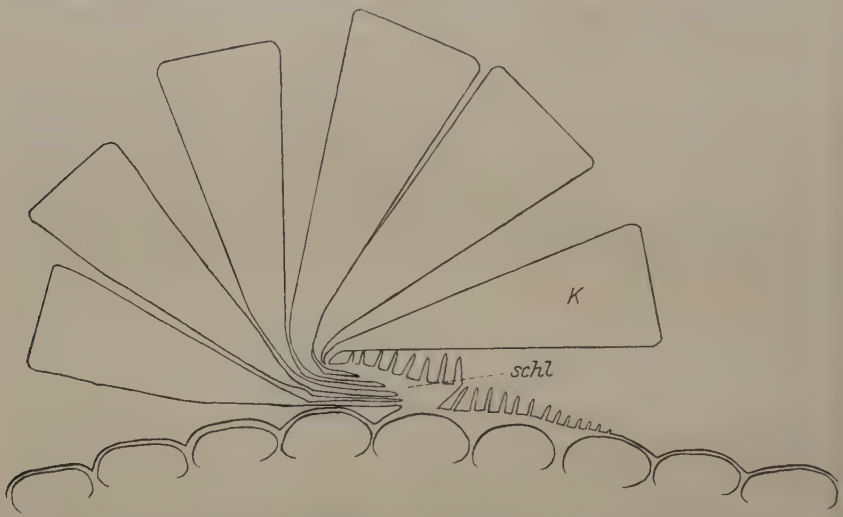


Abb. 5. Anheftungsstelle der Eikapseln auf der Unterseite des Flosses im Querschnitt. Halbschematisch. *schl* = Schleimband; *k* = Kokon. Vergrößerung etwa 6/1.

im jüngsten Teil des Flosses entfernt und das Schleimband ist als weißer Streifen zu erkennen. Die Eikokons sind alle an einer Wand des Schleimbandes mit kurzen Fäden befestigt. Die Fäden haben verschiedene Länge, die Kokons sind strahlenförmig angeordnet und bedecken die ganze Unterseite des Flosses. Auf einem Querschnitt findet man ungefähr 4—6 Kokons, an einem großen Floß zählte ich ungefähr 500 Kokons.

In Abb. 6 ist die Gestalt eines Kokons genauer dargestellt. Das breite Ende ist mit feinen Zacken versehen, diese Zacken sind im Wasser kaum sichtbar. Simroth vermutet, daß sie die Angriffe von Feinden auf die Eier abwehren. Simroth fand, daß nur die freien, nach außen gewendeten Oberflächen der Eikapseln bestachelt sind, während die einander zugekehrten höchstens schwach gezähnelt sind. „Aus der

Verteilung der Stacheln, wie aus der Form der Kapseln hat man auf eine gegenseitige Anpassung zu schließen, sie kann sich erst bei der Anbringung in Reih und Glied erzeugt haben, wohl ein Beweis, daß die Kapseln noch weich aus dem Körper heraustreten und erst nach der Befestigung noch etwas quellen und die charakteristische Oberfläche erhalten". Ich konnte bei meinen Janthinen diese Bestachelungsunterschiede nicht finden, kann aber die Vermutung Simroths mit einer direkten Beobachtung stützen. Ein ganz frisch gebildeter Kokon ist tatsächlich viel kleiner und an der Oberfläche ganz glatt. Er quillt allmählich auf und dabei bilden sich die Stacheln.



Abb. 6. Eikapsel von *Janthina*. Vergrößerung etwa 8/1.

Die Anheftung der Kokons konnte ich leider nicht beobachten. Sie erfolgt in der Pause zwischen Bauperioden. Dabei zieht sich das Tier in die Schale zurück, d. h. die Schale bewegt sich nach oben und der Schalenrand wird fest ans Floß gepreßt, so daß die Beobachtung unmöglich wird. Um die Beobachtung zu ermöglichen, versuchte ich in einem Fall vorsichtig, die Schale vom Floß wegzudrücken. Dabei löste sich jedoch leider das Tier vom Floß ab. Ich konnte aber auf diese Weise zwei frische, noch nicht gequollene Eikapseln erlangen. Leider fehlte es mir an Material, um den Vorgang der Eiablage zu verfolgen. In der Literatur findet man darüber nur ganz vage Vermutungen. So will Simroth an einem einzigen Exemplar eine Legeröhre gesehen haben.

Die Eier.

In den Eikapseln befinden sich die Eier. Solange die Eier sich in den ersten Entwicklungsstadien befinden, sind sie in Schleim eingebettet und berühren sich gegenseitig nicht. Später verschwindet der Schleim und die jungen Veligerlarven schwimmen frei im Kokon herum. Wie schon oben geschildert, erfolgt die Eiablage gleichzeitig mit dem Floßbau. Die ältesten Teile des Flosses tragen also die am weitesten entwickelten Larven. Diese Verhältnisse sind schon mit bloßem Auge sehr leicht zu erkennen. Die Kokons, in denen schon Veliger entwickelt sind, sehen braun aus. Die Schale der Larven ist nämlich braun und die Kokonwand ist durchsichtig, die Eier und die ersten Entwicklungsstadien sind weiß. Ein großes Floß zeigt also an den jüngsten Stellen weiße Eikokons, an den ältesten Stellen braune, dazwischen findet in dem Maße, in dem sich die Schale entwickelt, ein allmählicher Übergang

statt. Auf der Photographie Taf. III, Abb. 4 sind diese Verhältnisse sehr deutlich zu erkennen. Man sieht am Floß nach hinten fortschreitend das Dunklerwerden. Die ältesten Stadien sind hier wieder weiß, sie haben nämlich bereits die Larven entlassen.

In einem Kokon befinden sich ungefähr 5000 Eier, an einem großen Floß zählte ich ungefähr 500 Kokons, ein Floß trägt also etwa 2 500 000 Eier. Wenn man bedenkt, daß die Eiablage dauernd vor sich geht und die ältesten Teile des Flosses abbrechen, kommt man zu einer für Prosobranchier ganz phantastisch hohen Vermehrungsziffer.

Nach Simroth sind in einem Kokon von *Janthina umbilicata* 70 bis 100 Eier, am ganzen Floß etwa 4000 Eier. Eine Kapsel von *Janthina affinis* enthält etwa 4000 Eier. Den Inhalt der Eikapsel von *Janthina communis* schätzt Simroth auf etwa 6—7000 Eier. Bei *Janthina affinis* fand Simroth in einem Kokon höchstens 6 Eier entwickelt. Er vermutet, daß auf einen Embryo 500 bis 1000 Nahrungseier kommen. Ich fand in sämtlichen Kapseln sämtliche Eier wohl entwickelt. Auch in den ältesten Kapseln befand sich niemals ein toter Embryo.

Entwicklung.

Die Eier in einem eben abgelegten Kokon befinden sich gerade im Stadium der ersten Reifeteilung. Sie dürften bereits befruchtet sein, da nicht vorstellbar ist, wie die Spermien die Eier im Eikokon erreichen sollten.

In einem Kokon sind nicht alle Eier auf gleicher Entwicklungsstufe, man findet z. B. gleichzeitig Eier im Stadium der ersten Furchung mit Vierzellenstadien zusammen in einem Kokon. Später gleichen sich diese zeitlichen Entwicklungsunterschiede aus, so daß man in einem Kokon und in den benachbarten genau die gleichen Entwicklungsstadien findet. Man findet so in einem Floß von vorn nach hinten fortschreitend eine lückenlose Reihe vom Ei bis zum Veliger, ein ideal günstiges Material für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.

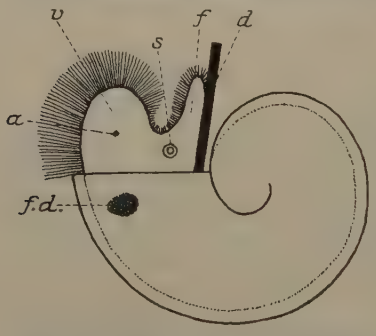


Abb. 7. Veligerlarve von *Janthina*, halbschematisch. a = Auge; d = Deckel; f = Fuß; fd = Farbdrüse; s = Statozyste; v = Velum.

Über die Ontogenie habe ich keine Untersuchungen angestellt. Die Entwicklung scheint die für Prosobranchier typische zu sein. Die Veligerlarven (vgl. Abb. 7) haben einen Augenfleck, eine Statozyste und einen wohl ausgebildeten Deckel, Organe, welche das erwachsene Tier nicht mehr besitzt. Man sieht durch die Schale die Farbdrüse durchschimmern.

Die Veligerlarven haben anscheinend ein pelagisches Stadium. An alten Flössen verließen im Aquarium die Veligerlarven in großen Schwärmen die Eikapseln. Sie schwärmten dann pelagisch im Aquarium herum. Dabei waren sie ganz gleichmäßig im Wasser verteilt. Ich konnte weder Geotaxis noch Phototaxis an ihnen feststellen. Wie die weitere Entwicklung verläuft, ist bis heute unbekannt. Von hohem Interesse wäre es, zu erfahren, wie das junge Tier sich am Wasserspiegel festsetzt und das erste Floß baut.

Leider starben im Laufe von 8 Tagen sämtliche Tiere (infolge Infektion mit Infusorien), so daß diese Frage unbeantwortet bleibt. Coates, zitiert von Lacaze-Douthier, glaubt, daß die jungen Schnecken sich am Floß der Mutter festsetzen und von da aus bauen. Auch Simroth teilt diese Ansicht. Jedoch dürfte diese Vermutung nicht stimmen, denn die Larven haben wohl ein pelagisches Stadium.

Geschlechtsverhältnisse.

Es besteht in der Literatur seit Cuvier die Annahme, daß *Janthina* getrenntgeschlechtlich ist. Man zog diesen Schluß einzig aus der Tatsache, daß *Janthina* ein Prosobranchier ist. Alle erbeuteten Exemplare trugen entweder Eikapseln, oder man fand bei viviparen Formen Embryonen im Eileiter. Ein Rätsel war bisher die Befruchtung. Man hatte niemals ein Kopulationsorgan gefunden. Da die Eier befruchtet in die Kokons gelangen oder bei viviparen Formen sich im Eileiter entwickeln, muß die Befruchtung eine Innere sein. Simroth spricht die Ansicht aus, daß die männlichen Tiere wohl ihr Sperma ins Wasser entleeren. „Die Weibchen werden dann das Sperma in ihren Eileiter aufnehmen."

In allerneuester Zeit sind zwei Mitteilungen erschienen, die geeignet sind, alle Schwierigkeiten zu lösen. Pruvot-Fol (11) fand in den Keimdrüsen von *Janthina* gleichzeitig reife Eier und Spermien. Ankel (2) studierte die Spermatogenese. Auch er fand *Janthina* hermaphrodith, aber protandrisch. Pruvot-Fol nimmt an, daß bei *Janthina* Selbstbefruchtung stattfindet. Die Zwitterdrüse besitzt nur einen Ausfuhrgang. Hier sollen sich die Geschlechtsprodukte mischen. Die Annahme einer Selbstbefruchtung würde natürlich alle Schwierigkeiten am besten lösen. Ankel weist hingegen auf eine andere Möglichkeit hin. *Janthina* besitzt Spermatophoren, die den Spermatophoren von *Scala* außerordentlich ähnlich sind. An den Spermatophoren von *Scala* fand Ankel Eigenbewegung. Vielleicht zeigen auch die Spermatophoren von *Janthina* Eigenbewegung und gelangen schwimmend vom Männchen zum Weibchen. Da *Janthina* immer in dichten Schwärmen angetroffen wird, ist diese Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen. Weiteres Eingehen auf diesen Punkt möchte ich mir versagen, da für die nächste

Zeit eine ausführliche Arbeit über die Geschlechtsverhältnisse von *Janthina* von anderer Seite zu erwarten ist.

Die vorliegende Arbeit wurde im Juni 1926 an der Zoologischen Station in Neapel ausgeführt. Für die Überlassung des seltenen Materials bin ich der Zoologischen Station zu großem Dank verpflichtet. Ebenso schulde ich Dank dem International Education Board New York für die Gewährung eines Stipendiums, sowie der Bayrischen Regierung für die Überlassung des Arbeitsplatzes. Sämtliche Figuren sind von Herrn Claus Vrieslander an der Zoologischen Station gezeichnet worden, wofür ihm an dieser Stelle herzlich gedankt sei.

Literaturverzeichnis.

1. **Adams, A.:** On the animal and float of *Janthina*. An. and Mag. of Nat. History Ser. 3, **10**, 417—420. London 1862. — 2. **Ankel, W. E.:** Spermiozeugmenbildung durch atypische (apyrene) und typische Spermien bei *Scala* und *Janthina*. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. Leipzig 1926. 193—202. — 3. **Coates, R.:** Rem. sur l'app. flott. de la *Janthina*. Bull. des sc. nat. **7.** Paris 1826. — 4. **Colonna, F.:** De purpura. Neapel 1616. — 5. **Costa, A.:** Illustr. sull' animale della *Janthina*. Eserc. acc. d. aspir. naturalisti **2.** Napoli 1841. — 6. **Cuvier, M.:** Mem. sur les Molusques. **15.** Paris 1817. — 7. **Delle Chiaie, S.:** Animali senza vertebre del Golfo di Napoli **2**, 104—110. Napoli 1841. — 8. **Haddon, C.:** Notes on the Development of Mollusca. Quart. journ. of micr. sc. new ser. 22. London 1882. — 9. **Lacaze-Douthiers, H.:** Comment les Janthines fond leur flotteur. Ann. des sc. nat. 5. ser. **4**, 329—341. Paris 1865. — 10. **Müller, F.:** Über eigentümliche Gebilde in der Samenflüssigkeit von *Janthina*. Arch. f. Naturgesch. **1**, 179—183. 1863. — 11. **Pruvot-Fol, M. A.:** Contrib. à l'étude du genre *Janthina*. Cpt. rend. des séances de la acad. des sciences **181**, 56—57. Paris 1925. — 12. **Simroth, H.:** Die Gastropoden der Planktonexpedition. 7—26. Kiel und Leipzig 1895. — 13. **Troschel, F. H.:** Das Gebiß der Schnecken. **2**, 145 bis 151. Berlin 1866—1893. — 14. **Brehms** Tierleben 4. Aufl., **1**, 461. — 15. **Bronns** Klass. und Ordn., Prosobranchier, bearbeitet von Simroth. Leipzig 1899—1904. — 16. **Lang-Hescheler:** Lehrb. der vergl. Anat. der wirbell. Tiere. Mollusca. Jena 1901.

Tafelerklärung.

Tafel III.

Abb. 1. Momentphotographie von Janthinen, an der Wasseroberfläche hängend, von der Seite gesehen.

Abb. 2. Momentphotographie von *Janthina*, von oben gesehen.

Abb. 3. Oberseite des Flosses.

Abb. 4. Unterseite des Flosses. Im Anfangsteil sind die Eikapseln entfernt. Das Schleimband erscheint als weißer Streifen. Die Schnecke ist entfernt. Sie klebt an dem von Eikapseln freien Ende.

BEITRAG ZUR FRAGE DER FARBANPASSUNG DER ORTHOPTEREN AN DIE FÄRBUNG DER UMGEBUNG.

I. DIE FARBVARIATIONEN VON OEDIPODA COERULESCENS UND IHRE BEZIEHUNG ZUR BODENFARBE.

Von

M. Eisentraut.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Dezember 1926.)

Seit langer Zeit bildet die Mimikry und die ihr verwandten Erscheinungen, nämlich die Nachahmung von Gegenständen in Form und Farbe (schützende Ähnlichkeit) und die Anpassung an die Farbe der Umgebung (Schutzfärbung, sympathische Färbung) einen Zankapfel in der Wissenschaft. Wenn auch das wirkliche Vorhandensein einer Ähnlichkeit oder Anpassung in vielen Fällen schlechterdings nicht in Zweifel gezogen werden kann, so sind doch über den Entwicklungsweg und den Nutzeffekt für das Tier, nämlich Schutz oder Nichtschutz, die Meinungen sehr geteilt. Bei einer Durchsicht der Literatur kann man sich häufig des Eindrucks nicht erwehren, daß einerseits durch Kritiklosigkeit, andererseits bei der dadurch hervorgerufenen Reaktion und wohl teilweise auch infolge vorgefaßter Meinung weit über das Ziel hinausgeschossen wurde.

Bezüglich der Frage nach der Entstehung von Ähnlichkeiten und Anpassungen und nach der biologischen Bedeutung derselben existiert im Vergleich zu den zahlreichen theoretischen Abhandlungen nur eine geringe Zahl von genaueren Beobachtungen in der Natur und den sich daran anschließenden experimentellen Untersuchungen. Wenn auch zugegeben werden muß, daß letzteres oft nur mit größten Schwierigkeiten und nicht geringem Kostenaufwand möglich ist, so erscheint es mir doch als die einzige Möglichkeit, einer wahren Lösung dieser Fragen, soweit sie auf diesem Wege lösbar sind, näher zu kommen; und ferner wird uns nur die genaue Untersuchung jedes einzelnen Falles ohne die so oft zu findende allzufrühe Verallgemeinerung zum Ziele führen.

Ich war daher bei den vorliegenden Untersuchungen, die sich ausschließlich auf die *lokale Farbanpassung der Heuschrecken an die Färbung der Umgebung* und mit den hiermit zusammenhängenden Fragen beschäftigen sollen, bemüht, die Erscheinung in der freien Natur so genau

wie möglich zu untersuchen und mich zunächst aller voreiligen theoretischen Schlußfolgerungen zu enthalten, zumal diese Arbeit keineswegs als abgeschlossen zu betrachten ist, teilweise vielmehr nur die Vorarbeit für weitere Untersuchungen darstellt.

Vorbemerkungen und Literaturübersicht.

Bei der Behandlung der sympathischen Färbung der Heuschrecken haben wir scharf zu unterscheiden eine mehr allgemeine Anpassung der einzelnen Spezies je nach Aufenthaltsort und Lebensweise, also eine *artspezifische Anpassung*, und ferner eine *lokale Anpassung* innerhalb einer Spezies, die sich auf ein oder mehrere Individuen, vielleicht die Population auf einer bestimmten Lokalität bezieht[1]).

Die Farbanpassung der einzelnen Spezies an die Färbung der Umgebung, die je nach den Lebensgewohnheiten und dem Aufenthaltsort zwischen grünlichen und bräunlichen Farbtönen wechselt, ist allgemein bekannt und wohl auch zur anerkannten Tatsache geworden, so daß es sich erübrigt, näher und im einzelnen auf die diesbezügliche Literatur einzugehen, zumal ja auch der Hauptgegenstand dieser Abhandlung die lokale Farbanpassung innerhalb *einer* Spezies ist. Es möge genügen, auf die Farbeinteilung der heimischen Heuschrecken — es sind hier nur die Feld- (Acridiidae) und Laubheuschrecken (Tettigoniidae) berücksichtigt — von Ramme (1923) hinzuweisen. Ramme kommt bei einem Vergleich der Färbungen der einzelnen Spezies mit den Farbtönen ihrer Umgebung — eingeteilt wurden die Heuschrecken in fünf Färbungsgruppen je nach der Häufigkeit des Auftretens von grünen und braunen Farben — zu dem Schluß, „daß der Skala vom reinen Braun über die Mischfärbungen zum reinen Grün die Skala vom dürren Boden über die Bodenvegetation aller Nuancen zum Laubgebüsch und Laubbaum in einem solchen Maße entspricht, daß eventuelle Unstimmigkeiten in einzelnen Fällen die Erkennung eines Grundprinzips, Übereinstimmung der Allgemeinfärbung mit der des Aufenthaltsortes, nicht beeinträchtigen können" (S. 152). Parallel der Farbübereinstimmung geht das für die Erhaltung des Tieres zweckmäßig erscheinende Verhalten bei Gefahr: Stillsitzen, Verkriechen im Gebüsch u. a. (vgl. hier auch die Angaben Dofleins (1908), S. 246 und Zachers (1917), S. 10).

Auf die mutmaßliche Entstehung dieser artspezifischen Anpassung will ich nicht weiter eingehen, da sie einer experimentellen Untersuchung nur schwerlich zugänglich sein dürfte, und die verschiedenen Erklärungsversuche allzubekannt sind.

---

[1]) Wieweit diese lokale Anpassung eine individuelle, phänotypisch bedingte ist, muß zunächst dahingestellt bleiben, da die Frage der Erblichkeit der Farben bei Orthopteren bisher in keiner Weise geklärt ist.

Was nun die *Farbvariationen innerhalb der einzelnen Spezies in ihrer Beziehung zur Färbung der Umgebung* betrifft, so finden wir in der Literatur Angaben teils über weitgehende Abhängigkeit, teils über vollkommene Unabhängigkeit. Betrachten wir zunächst letztere an einigen Beispielen.

Finot (1895/96) kommt im Hinblick auf die ungeheure Zahl und Mannigfaltigkeit der Variationen zu dem Schluß, daß diese mit einer Anpassung an die Umgebung nichts zu tun haben, vielmehr auf andere Faktoren (Ernährung, Klima) zurückzuführen seien. (Nach Vosseler 1902/03.)

Przibram (1906) untersuchte die grüne und braune Färbung von *Sphodromantis bioculata* in ihrer Beziehung zur Umgebung und fand, daß beide Färbungen in der freien Natur an ein und derselben Lokalität beliebig gemischt vorkommen. Auch bei Züchtungsversuchen war eine Abhängigkeit von der Farbe der Umgebung — ebenso wie von Licht und Nahrung — nicht zu erkennen, ja es konnte ein und dasselbe Tier unter gleichen Bedingungen zwischen grüner und brauner Färbung mehrmals wechseln.

Als Beispiel für ein gleiches gemischtes Vorkommen führt Ramme (1923) *Mantis religiosa*, *Truxalis turrita*, *Conocephalus mandibularis* und *Tylopsis liliifolia* an. Derselbe konnte auch Kopulationen grüner und brauner Tiere von *Mantis* beobachten.

Für gleiche Unabhängigkeit von der Färbung der Umgebung erwähne ich *Decticus verrucivorus*, von dem braune und grüne Exemplare zusammen vorkommen, ebenso wie die braunen und grünen Formen von *Omocestus haemorrhoidalis*, *Chorthippus elegans*, *dorsatus* u. a. Betrachten wir ferner all die *feineren* Färbungsvariationen der Angehörigen der Familie der Stenobothri oder von *Gomphocerus maculatus*, so ist, wenigstens was die Feinheiten anbetrifft, ein völlig wahlloses Auftreten zu konstatieren. Allerdings scheint bei letzteren in den Hauptfarbtönen eine gewisse lokalbedingte Abhängigkeit von der Farbe der Umgebung zu bestehen.

So berichtet Zacher (1917, S. 9), daß bei *Gomphocerus maculatus* und *Omocestus haemorrhoidalis*, die etwa die gleiche Richtung der Farbvariabilität aufweisen, die Variationsbreite der individuellen Färbungen der Färbung des Bodens (trockene Sandfelder) und der herbstlichen Vegetation entspricht und „daß die Tiere sich möglichst immer auf ein ihnen gleichgefärbtes Substrat zu setzen bestrebt sind, wenn sie aufgescheucht werden".

Wir kommen hiermit zu den Angaben über vorhandene Anpassung und dementsprechendes Verhalten innerhalb einer Spezies.

Zacher berichtet weiter, daß im allgemeinen auf dem grauen Kalkgestein nördlich von Eschwege in Hessen die dort vorkommenden Arten (*Stenobothrus lineatus*, *Stauroderus bicolor*, *Gomphocerus maculatus*) eine andere, der Farbe dieses Gesteins ungefähr entsprechende Farbvariationsbreite aufwiesen als die teilweise gleichen Arten auf dem südlich der Stadt vorkommenden „Rötboden" des Buntsandsteingebietes, die ihrerseits der Färbung dieses Bodens angepaßt waren.

Ramme (1920, S. 141) konnte eine melanistische Färbung von *Tettix krausii*, *Psophus stridulus* und *Omocestus rufipes* auf dunklem Moorboden (Hochmoor am Söllereck, Allgäu), der noch durch einen früheren Brand völlig schwarz

gefärbt war (letzteres nach mündlicher Mitteilung) beobachten. Namentlich von *Omocestus rufipes* „waren die ♀♀ durchweg wesentlich dunkler als z. B. die am Freibergsee oder im Oytal beobachteten Tiere; einzelne Stücke sahen wie verkohlt aus. Die Beziehung zur Umgebung ist hier ganz augenfällig".

Eine gleiche intensiv schwarze Färbung der auf abgebrannten Stellen lebenden Exemplare von *Acrotylus insubricus* konnte KARNY in Albanien und WERNER in Ägypten beobachten.[1])

MERTENS (1921) berichtet von einer deutlichen Farbanpassung bei *Oedipoda coerulescens* an die rostrote Farbe der die Kalkfelsen der Dobriza (Westrumänien) bedeckenden „Terra rossa"; „ich sammelte hier oberseits *ganz rostrot* gefärbte Exemplare und beobachtete dann später, daß die gleiche Heuschrecke auf gewöhnlichem Boden, so auf den Sandbänken des Jiu, niemals dieses rote, sondern stets ein *graubraunes* Kleid trug" (S. 325).

Ganz allgemein gehalten sind die Angaben DOFLEINS (1914, S. 382) über *Psophus* und *Oedipoda*, bei denen je nach der Färbung des Bodens eine verschiedene, entsprechende Färbung der Tiere vorhanden sei; beim Übergang aus einer geologischen Formation zur anderen ändere die betreffende *Oedipoda*-Art ab.

In gewissem Gegensatz dazu stehen wieder die Angaben von WERNER (1908, S. 593) über die Anpassung von *Oedipoda coerulescens*, *Calliptamus italicus* und *Sphingonotus coerulans* in einem Steinbruch bei Sievering (Wien). „Jedes einzeln betrachtete Exemplar dieser drei Arten von Feldheuschrecken scheint an sich wunderbar dem Boden angepaßt zu sein. Von ihnen ist aber nur der in der Färbung ziemlich konstante *Sphingonotus* wirklich bodenfarbig, *Calliptamus* fast gar nicht, und bei *Oedipoda* finden wir, daß kein Exemplar dem anderen gleicht und kaum ein Fünftel aller dem Boden; es waren gelbbraune, rotbraune, graubraune und graublaue in allen Abstufungen vorhanden[2])."

Der erste und wohl auch einzige, der sich ausführlicher mit einer lokalen Farbanpassung der Heuschrecken an die Umgebung beschäftigte, war VOSSELER (1902—03). Da diese Beobachtungen für das Problem der individuellen Farbanpassung von großer Bedeutung sind und auch in der Literatur häufig zitiert werden (vgl. DOFLEIN, JACOBI), möge ihre Besprechung einen weiteren Raum in Anspruch nehmen.

„Die sympathische Schutzfärbung ist keineswegs allgemein gehalten, weder bei der Larve, noch bei der Imago, sie muß in Anbetracht der Verschiedenheit der Umgebung eine individuelle sein können und ist dies in der Tat, wie wir an unseren heimischen *Oedipoda*-Arten, noch treffender aber bei den nordafrikanischen Vertretern der Familie sehen" (Teil I, S. 34). Von den Species, deren Oberseite „*die denkbar vollendetste farbige Bodenphotographie*" aufwies, erwähnt VOSSELER u. a. *Eremobia*[3]), *Leptopternis* und vor allem *Helioscirtus capsitanus* (S. 38—39). Von letzterem berichtet der Autor: „Während nun alle Individuen aus dem Sande dessen gelbliche Farbe tragen, sind die übrigen geradezu peinlich genau auf den von ihnen bewohnten farbigen Boden" — es handelt sich um kleine innerhalb der Sandfläche liegende, jeweils einheitlich gefärbte „Inseln" von rot-

[1]) Diese mir von Herrn Dr. RAMME freundlicherweise mitgeteilten Angaben gründen sich auf mündliche Mitteilung von Herrn Prof. KARNY.

[2]) Die späteren Untersuchungen werden zeigen, daß eine Verallgemeinerung eines solchen einmalig beobachteten, zudem noch recht unklar beschriebenen Falles nicht zulässig ist. (Vgl. hierzu auch das auf S. 614 Abs. 5 Gesagte.)

[3]) Über weitgehende Anpassung an die Bodenfarbe berichtet auch DE SAUSSURE (1888) für die Gattung *Eremobia*.

brauner, grauer, kupfriger oder ganz dunkler Färbung — „abgestimmt". Die auf den einzelnen verschiedenfarbigen „Inseln" lebenden Individuen kehrten stets wieder auf den ihrer Farbe gleichgefärbten Boden zurück, falls sie von diesem aufgescheucht wurden.

Von den übrigen von Vosseler beobachteten Fällen von individueller Farbanpassung seien hier noch außer *Stauronotus*, *Egnatioides*, *Truxalis unguiculata*, die *Sphingonotus*-Arten *balteatus*, *lucasi*, *finotianus* und *Oedipoda* erwähnt, da diese Gattungen auch uns im speziellen Teil näher beschäftigen sollen.

Betreffs des Verhaltens bei Gefahr konnte Vosseler besonders bei den am vollkommensten angepaßten Arten eine „oft erstaunliche Beharrlichkeit, auf ihre Schutzfärbung vertrauend, bewegungslos zu bleiben" feststellen. „Selbst die flugbefähigte *Eremobia* macht keine Ausnahme; oft kann sie mit dem Fuße fortgeschoben werden, und sie verhält sich dabei wie ein Stückchen Holz oder Stein" (S. 46). Die obenerwähnten, oft bis ins Feinste gehenden Anpassungen an die Bodenfarbe beziehen sich hauptsächlich auf die fast vegetationslosen, eintönig gefärbten Wüstengebiete. Eine Nichtübereinstimmung einiger Tiere von sonst gut angepaßten Spezies führt Vosseler auf eine nachträgliche Verschleppung durch den Wind zurück.

Von den übrigen Angaben aus ähnlichen Gebieten seien noch einige herausgegriffen und kurz erwähnt, vor allem, soweit sie die Gattungen *Oedipoda* und *Sphingonotus* betreffen.

Krauss und Vosseler (1895—97) berichten über *Pamphagus muelleri*: „Die an Rosmarin lebenden sind der Farbe der Stengel entsprechend grau, die bei Ain-Sefra aber rot wie der Sand gefärbt, somit schwer zu sehen" (S. 538). In gleicher Weise war *Sphingonotus coerulans* „wegen seiner Anpassung an die rötliche Sandfarbe in Ruhe kaum zu sehen" (S. 533). Erwähnt sei hier die in einem Fall beobachtete Nichtanpassung von *Eremobia claveli*: „So gut sonst die Farbe dieser Art dem Wüstenboden angepaßt ist, so wenig paßte dieselbe für die hellgraue Höhe von Nazereg" (S. 536). Ähnliche Angaben über individuelle Anpassung finden sich bei Krauss (1902) über *Eremiophila barbara*, *claveli* und *Eremocharis insignis*.

Werner (1901) schreibt über *Bolivaria brachyptera*: „Diese Art war im August auf den Stoppelfeldern bei Eski Chehir nicht eben selten und in verblüffendster Weise der Färbung der Erdschollen angepaßt" (S. 270), und über *Eremobia escherichi*: „Die Anpassungsfärbung ist bei dieser Art ebenso täuschend wie bei *Bolivaria* und bei *Oedipoda schochii*, so daß namentlich die ♀♀ beim Wegspringen sehr einem durch den Fuß weggeschleuderten Erdbrocken gleichen" (S. 281). Derselbe berichtet (1905) über Detailanpassungen an kleine Gebiete bei *Eremiophila-* und *Sphingonotus*-Arten und ihren Verwandten, die daher kaum am Boden zu erkennen seien.

Diese Literaturangaben über die in freier Natur gemachten Beobachtungen von lokalen Farbanpassungen mögen genügen.

Im Vergleich hierzu sind die experimentellen Untersuchungen über Farbanpassungen nur gering.

Dobkiewicz (1912) konnte an den in farbigen Kästchen gezüchteten Exemplaren von *Dixippus morosus* eine gewisse Abhängigkeit der Färbung der Tiere von der jeweiligen Farbe des Zuchtkastens feststellen. Am gleichen Objekt konnte Schleip (1910) sogar eine gewisse spontane Farbänderung je nach der Helligkeit beobachten (Tag-, Nachtfärbung), die allerdings für die Anpassungsfrage hier nur von geringem Wert ist.

Es seien hier auch die Versuche an einigen anderen Objekten erwähnt[1]).

Menzel (1913) fand bei der Puppenfärbung von *Vanessa urticae* eine Abhängigkeit von dem Helligkeitswert der Farbe der verschiedenen Zuchtkästen. In dunklen Kästen — schwarz, violett, blau — färbten sich die Puppen dunkel, in hellen Kästen — weiß, grün, gold, gelb — waren helle Farbtöne vorherrschend, im roten Kasten fanden sich Übergänge von dunklen zu hellen Farben. Die Beeinflussung fand bereits im Larvenstadium statt. Die an eine bestimmte Farbe gewöhnten Raupen kannten diese und suchten, wurden sie in zweifarbige Kästen übergeführt, bei der Verpuppung die altgewohnte Farbe auf.

Eine gleiche Abhängigkeit von der Färbung der Umgebung (und anderen Faktoren) stellte Dürken (1916) an den Puppen von *Pieris brassicae* fest. Hier spielte sowohl der Helligkeitswert als auch der Farbton eine Rolle. Als Einwirkungszeit kommt die Zeit der letzten Häutung in Betracht. Der gleiche Autor stellte ferner (1918) eine Nachwirkung bei den in normaler Umgebung gehaltenen Nachkommen fest.

Aus der Zahl der obigen Angaben über Orthopteren geht hervor, daß besonders in den Wüstengebieten eine Anpassung oft an die feinsten Nuancen der Bodenfärbung beobachtet wurde, wenn auch hier nicht in allen Fällen. Über unsere heimischen Heuschrecken liegen nur wenige und meist recht allgemein gehaltene Beobachtungen vor, die außerdem nicht ohne Widerspruch geblieben sind.

Es handelt sich bei den oben angeführten Literaturstellen zu allermeist um zufällige Einzelbeobachtungen, um Fälle, bei denen eine lokale Farbanpassung so augenfällig war, daß sie dem jeweiligen Sammler auffallen mußte, und dieser sie einer Hervorhebung für wert hielt. Wollen wir uns aber über den Grad der Anpassungsfähigkeit ein klares Bild verschaffen, so ist es erforderlich, nicht nur einzelne frappante Fälle zu berücksichtigen, sondern einmal systematisch auf möglichst vielen, ganz beliebig beschaffenen Fundstellen Beobachtungen anzustellen und solche Beobachtungen an einer oder mehreren Arten durchzuführen.

Gleich hier sei bemerkt, daß man sich vor jeder Verallgemeinerung betreffs der Farbanpassung — z. B. der geophilen Heuschrecken — hüten muß. Es ist wohl im allgemeinen richtig, wenn man bezüglich der artspezifischen Anpassung sagt: Alle geophilen Heuschrecken besitzen Bodenfarbe; es ist aber durchaus falsch, in bezug auf die individuelle Anpassungsfähigkeit an die lokalen Farbtöne des Bodens von einer Art auf alle anderen schließen zu wollen. Das Variationsvermögen der einzelnen, in Betracht kommenden Arten ist außerordentlich verschieden. *Oedipoda coerulescens* z. B. und wohl in annähernd gleichem Maße *Spingonotus coerulans* haben eine große Variationsbreite, dagegen variiert z. B. *Calliptamus italicus* nur gering.

Durch solche Verallgemeinerungen kommt es gar zu leicht zu Mei-

[1]) Es sei hier auch auf die Arbeiten von Poulton, Bateson, Katharıner und Brecher hingewiesen (s. Literaturangabe bei Dürken: Experimentalzoologie, Berlin 1919).

nungsverschiedenheiten, deren Ursache die Beobachtung zweier verschiedener Objekte ist. Es ist durchaus notwendig, jeden einzelnen Fall gesondert zu behandeln, wenn es natürlich auch unerläßlich ist, in zusammenfassenden Betrachtungen einen Fall gegen den anderen abzuwägen.

Es war daher mein Bestreben, an wenigen, günstig erscheinenden heimischen Arten der geophilen Heuschrecken eine genaue statistische Beobachtung im Freien anzustellen und das Verhalten der Tiere bei Gefahr zu untersuchen.

Zugleich wurde auch die Entstehung der Anpassung einer Klärung näher zu bringen versucht, wenn auch ohne endgültiges Resultat.

Die Veranlassung einer Bearbeitung der Heuschrecken in obigem Sinne gab eine im Sommer 1924 gemachte Beobachtung beim Sammeln des Acridiers *Oedipoda coerulescens* auf den Bruchfeldern von Nietleben bei Halle. Die Bodenfarbe des dortigen, speziell abgesuchten Geländes ist im allgemeinen grau bis dunkelschwärzlich. An einzelnen Stellen kommt die hellere, graugelbe Sandfarbe des Untergrundes zum Vorschein. Die hier gefangenen Tiere zeigten in ihrer Färbung alle Übergänge von grauer bis schwärzlicher, vereinzelt auch graugelber Färbung. Nördlich, sich unmittelbar an die eigentlichen Bruchfelder anschließend, führt ein etwa 80 m langer, von beiden Seiten eng eingeschlossener Hohlweg in eine breite, am Ende geschlossene Schlucht. Hier setzt sich der nur spärlich bewachsene Boden aus sandigem Lehm zusammen, der eine durchaus gleichmäßig verteilte, ununterbrochene gelbliche bis okergelbe Färbung hat. Dementsprechend hatten auf dieser kleinen, völlig isolierten „Insel" sämtliche Tiere einen durchaus gelben Grundton, der teilweise durch Beimischung von grau einen gelblichgrauen Ton bekam. Es war jedoch entsprechend der gleichmäßigen Bodenfärbung die Schwankungsamplitude der Färbung der Tiere nur ganz gering. Rein graue oder schwarze Tiere wurden nicht gefunden.

Diese Beobachtung einer so auffälligen Übereinstimmung der Körperfarbe mit der jeweils verschiedenen Farbe zweier so nahe aneinander liegender Fundorte veranlaßten mich, diese Frage im Sommer 1926 weiter und eingehender zu untersuchen. Als Beobachtungs- und Sammelgelände diente hauptsächlich die Umgebung von Berlin, außerdem neben wenigen anderen auf einer Reise nach Kärnten einzelne Fundstellen in der Umgegend von Hermagor im oberen Gailtal. Ferner konnte ich einige recht wertvolle Beobachtungen verwenden, die mir von Herrn Dr. Ramme, Herrn Dr. Rensch und Herrn Dr. Götz mitgeteilt wurden. Ich möchte diesen Herren hier meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Die Fragen, die ich einer Lösung näherzubringen versuchen möchte, sind folgende:

1. Wie weit geht der Grad der lokalen Farbanpassungen bei *Oedipoda coerulescens* (und einigen Verwandten)?

Die Behandlung dieser Frage ließ zunächst eine Zusammenstellung der Färbungen und Zeichnungen der zu untersuchenden Objekte als notwendig erscheinen.

2. Wie verhält sich das einzelne Tier zur Färbung des Bodens?

3. Wie ist die Entstehung einer Farbanpassung denkbar?

An 2 mögen sich einige Betrachtungen über den Nutzeffekt der Farbanpassungen anschließen.

Spezieller Teil.

Das Hauptuntersuchungsobjekt war die in der Mark weit verbreitete *Oedipoda coerulescens* L. Als Bewohnerin sterilen Geländes findet sie sich überall auf Ödland und Heideflächen, Waldblößen und an Wegrändern; sie siedelt sich auch schnell auf Kahlschlägen an, doch verlangt sie als ausgesprochen geophiles Tier Boden mit unterbrochener Vegetation. Sie eignet sich auch deshalb ganz besonders gut, da bei ihr die Variationsmöglichkeit der Oberflächenfärbung in hohem Maße ausgebildet ist.

Daneben wurde der häufig mit *Oed. c.* vorkommende *Sphingonotus coerulans* berücksichtigt und auf seine Bodenanpassung hin beobachtet, und zwar in der Mark in der geographischen Rasse *intermedia* Ramme, in Kärnten in der Nominatform *coerulans* L., *Oed. germanica* Charp. (miniata Pall.) wurde nur in wenigen Fällen vergleichsweise herangezogen.

I. Übersicht über die Färbungsvariationen.

Bei der Betrachtung der Färbung der vorliegenden Objekte müssen wir unterscheiden zwischen dem Grundton und der Farbe der Zeichnung, welche durchgehend einige Nuancen dunkler ist als jene. Da Vosseler (1902—03) sich bereits eingehender über die einzelnen Zeichnungen ausgesprochen hat, kann ich mich hierüber kürzer fassen.

Zeichnung und Färbung von Oedipoda coerulescens.

(Vergleiche Abb. 2—10)[1].

Über die Elytren ziehen sich mehrere Querbänder; auch bei fast völliger Schwärzung der Grundfarbe sind diese in den meisten Fällen noch deutlich zu erkennen. Die erste Querbinde, die ungefähr das erste Viertel der Elytren abschließt, und die zweite, die etwa mit der hinteren Hälfte der Elytren beginnt, sind in fast allen Fällen deutlich ausgeprägt. Die dritte Binde, die etwa am Anfang des letzten Drittels die Elytren durchquert, ist meist weniger deutlich erkennbar, sie ist

[1]) Die Abbildungen wurden von dem Kunstmaler Herrn Erich Schröder angefertigt.

meist verwaschen und weniger zusammenhängend. Zuweilen sind dann noch einige Zeichnungselemente nach der Spitze der Elytren hin erkennbar.

Gerade umgekehrt verhalten sich die Hinterschenkel in der Deutlichkeit der Querbänderung. Von den vier Binden sind die zwei letzten — die eine bedeckt das Kniegelenk, die andere liegt ein wenig davon entfernt — meist deutlich ausgeprägt, wogegen die beiden ersten, am Anfang der Schenkel liegend, meist verwaschen und nur ganz schwach angedeutet sind.

Auf die merkwürdige Erscheinung des häufigen Zusammenfallens der Querbinden auf den Elytren mit denen der Schenkel machte bereits Vosseler aufmerksam. Es fällt nämlich die Kniebinde der Schenkel in den allermeisten Fällen mit der dritten Binde der Elytren zusammen, und ebenso die dritte Schenkelbinde mit der zweiten Binde der Flügel. Die zweite Schenkelbinde, sofern sie überhaupt ausgebildet ist, liegt allerdings meist zwischen der ersten und zweiten Flügelbinde, oft schließt sie sich aber ebenfalls an die zweite Flügelbinde an. Schließlich geht auch die erste Flügelbinde in die erste Binde der Schenkel über (vgl. Abb. 1).



Abb. 1. *Oedipoda coerulescens* (halbschematisch).

Dieses Zusammenlaufen der Querbänder geht aber noch weiter und kann auch auf den Hinterschienen verfolgt werden, falls diese an die Schenkel angelegt sind. Es ist nämlich auch die Schiene gleich dem Schenkel am Kniegelenk dunkel gefärbt. Eine zweite Verdunkelung auf den Schienen deckt sich mit der dritten Schenkelbinde und endlich fällt eine dritte, besonders am Ende der Schienen zunehmende Verdunkelung ungefähr mit der ersten Querbinde zusammen.

Dieses weitgehende und, vom entwicklungsmechanischen Standpunkte aus betrachtet, merkwürdige Zusammenfallen und Ineinanderübergehen von Zeichnungselementen auf ganz verschiedenen Körperteilen bewirkt für das Tier selbst zweifellos eine Auflösung der Einheit der Körperoberfläche in einzelne Teile und damit eine weitgehende Verwischung der Körperform. Auf die Bedeutung dieser als Somatolyse bezeichneten Erscheinung komme ich später noch zurück.

Daß allerdings auch die Übereinstimmung der Zeichnung der Schienen mit den Querbändern für das oben Gesagte beiträgt, ist kaum anzunehmen, da die Schienen beim festen Anliegen an den Schenkeln kaum oder gar nicht zu sehen sind.

Die zwischen den Querbinden sowohl der Elytren wie der Schenkel liegenden Partien sind meist etwas heller gefärbt als die Grundfarbe, sie sind sozusagen auf Kosten der dunkel gefärbten Querbänder heller

geworden, sie richten sich jedoch im allgemeinen im Farbton ganz nach der Grundfarbe, ebenso wie auch der Verdunkelungsgrad der Zeichnungselemente selbst von dem Grundton abhängig ist.

Alle übrigen, auf der Sichtseite der Tiere liegenden Körperteile, also Kopf, Pronotum, Seitenteile und Elytrengrund sind fast vollkommen gleichmäßig eintönig gefärbt. Nur bei einzelnen schwärzlich gefärbten Stücken ließ sich beim genauen Hinsehen auf dem Pronotum eine aus einzelnen Flecken von gering abweichender Farbnuance — oft in einem bräunlichen Tone — bestehende Marmorierung feststellen.

Fassen wir die auf der Oberseite eines einzelnen Tieres auftretenden Farbtöne noch einmal zusammen, so haben wir also drei Farbnuancen zu unterscheiden: 1. Die Grundfärbung, den Vorder- und Seitenteilen aufgeprägt, 2. den dunkleren Farbton der Querbinden auf den Elytren und Schenkeln und 3. den meist nur um ein geringes helleren Ton auf den Zwischenstücken der Querbinden. Da wo die Querbänderung nur verwaschen auftritt oder ganz in Wegfall gekommen ist, sind auch diese Stellen dem Grundton nahezu oder völlig gleichgefärbt.

Bei der Einteilung der einzelnen Farbvariationen richten wir uns ganz nach dem Farbton der Grundfarbe, da diese auch für die Zeichnungen wie bereits erwähnt, im allgemeinen tonangebend ist. Bei den Larven ist ohnehin die Grundfarbe auch fast ausschließlich vorherrschend, da bei ihnen die Zeichnung der Flügel wegfällt, und auch die freiliegende Oberseite des Abdomens und die Flügelscheiden — zuweilen zeigen diese an den Rändern eine geringe Aufhellung — den übrigen Teilen gleichgefärbt sind. Nur die Schenkel zeigen auch bei den Larven schon die dunklen Binden und hellen Zwischenpartien.

Wir können in der Hauptsache zwei Grundfärbungstypen unterscheiden, die auf dem Vorhandensein eines schwärzlichen und eines gelblichen Pigmentes beruhen. Über die Natur dieser Pigmente kann bisher nichts Bestimmtes gesagt werden, ob es zwei selbständige, entwicklungsgeschichtlich getrennte Pigmente sind, oder sich eines von dem anderen herleitet, ob etwa das eine nur eine Entwicklungsphase (Oxydationsstufe?) des anderen darstellt.

Je nach der größeren oder geringeren Dichte des Farbstoffes wechselt die Farbe von einem intensiv dunklen bis schwach hellen Ton. So finden wir beim Vorhandensein des schwarzen Pigmentes alle Übergänge von rein schwarz über grau bis weißlichgrau (vgl. Abb. 2—4). Auch bei den in der Grundfarbe gelb pigmentierten Tieren kann man alle Übergänge von hellen mattgelben über leuchtend gelben und okergelben bis bräunlichgelben Tönen unterscheiden (vgl. Abb. 5, 10 = rechte Seite der Tieres). Doch sind diese rein gelben Färbungen verhältnismäßig selten. Durch Untermischung mit schwarzem, meist lose verteiltem Pigment entstehen gelblichgraue Töne, die bei starker Verdichtung zu

braunschwarzen Tönen werden können (vgl. Abb. 7 und 8), bei dem Tier in Abb. 9 ist ein rosa Schimmer zu beobachten. Auch bei diesen Mischfärbungen sind alle Übergänge vorhanden.

Bei einigen Tieren erscheint die Oberfläche wie mit einem feinen weißlichen Staub überhaucht, besonders ist dies bei den stark aufgehellten Tieren zu beobachten. Vielleicht beruht diese Erscheinung auf einer besonderen Chitinbeschaffenheit. Eine ähnliche, mattgetönte Färbung ist auch den Larven bzw. Nymphen kurz vor der Häutung eigen. Diese rührt daher, daß die bei der Häutung abzustreifende, größtenteils farblose alte Chitinhülle bereits gelockert ist.

Eine Färbung, die von den vorgenannten absticht, ist die vereinzelt auftretende rotbraune Färbung (Abb. 6), die derart von den anderen verschieden und weniger durch Übergänge verbunden ist, daß ich annehmen möchte, daß sie auf dem Vorhandensein eines besonderen Pigmentes oder wenigstens einer besonderen Färbungsphase beruht. Diese rotbraune Färbung wurde von mir nur bei ♀♀ beobachtet. Überhaupt ändern die ♀♀ — innerhalb eines Fundortes — leichter ab als die ♂♂ (vgl. hierzu die Angaben von Vosseler (1902/3) und Ramme (1920)).

Wollte man bei einer Zusammenstellung der Farbvariationen die verschiedenen Farbtöne der Grundfarbe und ebenso die Veränderungen der Zeichnung bis ins kleinste genau festlegen, so müßte man fast jedes Tier besonders betrachten. Es erweist sich daher als unumgänglich, die Farbvariationen in einzelne Haupttypen einzuteilen. Dies empfiehlt sich auch bei den statistischen Beobachtungen im Freien, zumal es ja hier auch nur auf die Hauptfarbtöne ankommen kann.

Die in folgendem zu unterscheidenden Färbungstypen sind in der Hauptsache: schwarz, fast schwarz, grau, weißlichgrau, gelb, rotbraun, und ferner die Mischfarben gelblichgrau und braunschwarz.

Es möge sich hier der Vollständigkeit halber eine Zusammenstellung einiger Sonderzeichnungen anschließen.

Karny (1907) beschreibt einige als „formae" benannte Abänderung, die vereinzelt beobachtet werden können. Er unterscheidet neben *f. typica* mit eintönig gefärbtem Pronotum:

f. cruciata: Pronotum weiß gekreuzt und hinten weiß gerandet.

f. marginata: Pronotum am Hinterrande gelb gesäumt.

f. collaris: Hintere Pronotumhälfte gelb gefärbt.

f. ferrugata: Hintere Pronotumhälfte rostrot gefärbt.

f. ornata: Hintere Pronotumhälfte rostrot gefärbt, hinterer Pronotumrand gelb gesäumt.

Die *marginata-*, *collaris-*, und *ferrugata*-Formen wurden von mir in der Mark in einzelnen Exemplaren beobachtet. Gleich hier sei gesagt, daß eine Beziehung zur Bodenfarbe für diese „formae" und ebenso auch für die rotbraune Färbung (vielleicht auch für die in Abb. 5 wieder-

gegebene, von mir nicht selbst beobachtete okergelbe Färbung) nicht festzustellen war. Sie wurden stets ganz vereinzelt unter andersfarbigen, gut angepaßten Stücken gefunden. Ich möchte annehmen, daß wir es hier mit Mutationen zu tun haben, die spontan, unabhängig von der Bodenfärbung auftreten.

Während für gewöhnlich die verschiedenen Farbtöne und Zeichnungsmuster bei ein und demselben Tier auf beiden Seiten symmetrisch angeordnet sind, fing ich ein Männchen (27. VII. 1926, Oderin), das eine vollkommene Asymmetrie hauptsächlich in der Elytrenfärbung aufwies. Es ist in Abb. 10 wiedergegeben. Ich möchte diese Zeichnungsabweichung zum Unterschied von den verschiedenen, oben angeführten *Variationen* und den eben genannten *Mutationen* als *Aberration* bezeichnen.

Die Färbung von *Oedipoda germanica* entspricht ungefähr derjenigen von *Oedipoda coerulescens*.

Zeichnung und Färbung von Sphingonotus coerulans.

Über die Zeichnung und Färbung dieses, nur vergleichsweise in einigen Fällen hinsichtlich seiner Anpassungsfähigkeit an die Bodenfarbe beobachteten Acridiers können wir uns kurz fassen.

Im allgemeinen ist die Variationsbreite nicht geringer als bei *Oedipoda coerulescens*. Es ist jedoch der Eindruck von den dunkelsten Stücken nie derart intensiv schwarz; die gelbe Färbung zeigt mehr ein blaßgelb. Bei einigen dunklen Stücken von *Sph. coer. coerulans* aus Kärnten war auf der Oberfläche ein ins graubläuliche gehender Ton zu beobachten.

Die Zeichnungselemente in ihrer Gesamtheit wirken häufig viel unruhiger wie bei *Oed. c.* Dies beruht darauf, daß die Querbänderung auf den Elytren nicht so scharf ausgeprägt, vielmehr oft ganz in einzelne schwärzliche Flecken aufgelöst ist, derart, daß häufig von einer Querbänderung nichts mehr zu sehen ist. Solche unregelmäßige Fleckung, bestehend aus helleren und dunkleren Partien ist häufig auch auf dem Pronotom, den Seitenteilen und am Kopf zu erkennen. Bei dieser Fleckenzeichnung können auch andere, z. B. rötliche Färbungen beobachtet werden. Diese Marmorierung wirkt für das still am Boden sitzende Tier in hohem Maße somatolytisch.

II. Statistische Beobachtungen im Freien unter Berücksichtigung der Bodenfarbe und der Färbung der Tiere.

Die im folgenden zusammengestellten Beobachtungen über die Beziehungen der Färbung der Tiere zur Bodenfarbe gründen sich zumeist auf eigene, teils auf die mir von anderer Seite freundlichst zur Verfügung gestellten Beobachtungen. In der Hauptsache erstrecken sich diese auf *Oedipoda coerulescens*, in einigen Fällen vergleichsweise auch auf *Sphingonotus coerulans* und *Oedipoda germanica*.



Abb. 2.



Abb. 3.



Abb. 4.



Abb. 5.



Abb. 6.



Abb. 7.



Abb. 8.



Abb. 9



Abb. 10.

Abb. 2—9. *Oedipoda coerulescens* ♀ ♀, Zusammenstellung der hauptsächlichsten Färbungsvariationen (Abb. 9 ist schwach rosa angehaucht). Abb. 10. *Oedipoda coerulescens* ♂, Aberration. Rechte und linke Elytren, in geringem Maße auch die Pronotumhälften, sind verschieden pigmentiert. Sämtliche Abbildungen sind 1/4 vergrößert.

Es erscheint zunächst erforderlich, die von mir gehandhabte Betrachtungsweise bei der *Einteilung der Bodenfärbung* näher zu erläutern. Da nur Vertreter der geophilen Arten in Betracht kommen, ist eine Berücksichtigung der Färbung der Vegetation im allgemeinen überflüssig. Bemerkt sei, daß für die Färbung des Bodens die Farbbeschaffenheit der geologischen Formation, bzw. der Farbcharakter der Gesteins- oder Bodenart durchaus nicht allein maßgebend ist, da ja die Bodenfläche durch Verwitterung oder durch Beimischung oder Überdeckung mit abgestorbenen, organischen Bestandteilen ihren Hauptfarbcharakter aufgeprägt bekommt.

Ich unterscheide:

1. *einheitlich gefärbten Boden.*

In diesem Falle bietet nicht nur der äußere Eindruck, d. h. der Eindruck, den man beim Betrachten einer Bodenfläche aus gewisser Entfernung gewinnt, das Bild einer Farbeintönigkeit, sondern es ist auch die Zusammensetzung der einzelnen Bodenbestandteile bezüglich der Farbe durchaus gleichmäßig.

2. *gemischtfarbigen Boden.*

Hier ist eine Unterscheidung notwendig a) in fein-gemischtfarbigen Boden und b) in grob-gemischtfarbigen Boden, ich möchte sagen, in Boden mit „mikroskopischer" und „makroskopischer" Farbmischung. Zur Erläuterung für fein-gemischtfarbigen Boden führe ich als Beispiel das Flußufer und Überschwemmungsgebiet der Gail bei Hermagor in Kärnten an. Hier kamen helle weißliche und dunkle, graubläuliche Kieselsteine (außer wenigen andersfarbigen) bunt durcheinander vor. Der äußere Eindruck eines solchen Grundes ist im allgemeinen ein einheitlicher, der erst bei näherer Betrachtung die Zusammensetzung aus einzelnen verschiedenen Farbteilchen erkennen läßt.

Anders ist es bei grob-gemischtfarbigem Boden, der sich aus größeren oder kleineren zusammenhängenden Bodenflächen (z. B. von qm-Größe) zusammensetzt. Hier zeigt schon der äußere Eindruck die mosaikartige Zusammensetzung. Ein solcher Boden ist der in der Mark übliche Heide- oder Ödlandboden, der meist aus der gelben Sandgrundfarbe und den darüber gelagerten dunklen Verwitterungsflächen (Mulm und sonstigen Vegetationsresten) besteht, die ihrerseits wieder — wenigstens in den vorliegenden Fällen — nicht vollkommen einheitlich gefärbt sind, sondern meist alle Übergänge von grauer bis zu schwarzer Färbung enthalten.

Genau wie bei der Einteilung der Farbvariation der Tiere müssen wir auch bei der Feststellung der einzelnen Bodenfärbungen im allgemeinen einen Mittelwert als Farbbenennung wählen, wollten wir uns anderenfalls nicht in Einzelheiten verlieren, die eine zusammenfassende Übersicht völlig unmöglich machen. Zudem ist ja auch die Bodenfarbe

in ihren Feinheiten nicht beständig, denn je nach dem Feuchtigkeitsgehalt der Oberfläche (z. B. nach Regen, Tau) wechselt der Farbton des Bodens. Es zeigt ein feuchter Boden stets dunklere, sattere, ein ausgedörrter Boden hellere und blassere Farben.

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen kommen wir nun zu den statistischen Beobachtungen selbst. Sie sind in Tabelle 1—3 so, wie sie an Ort und Stelle im Freien aufgezeichnet wurden, eingetragen, und zwar in der Reihenfolge: Einheitlich gefärbter Boden, fein-gemischtfarbiger Boden und grob-gemischtfarbiger Boden. Beobachtungen über besonderes Verhalten einzelner Tiere sind gleich hier mit angeführt.

Resultat aus Tabelle 1: Beobachtungen auf einheitlich gefärbtem Boden.

Die Anpassungen an diese im allgemeinen (abgesehen von ganz geringer Variation der Bodenfarbe) als einheitlich gefärbt anzusehenden Böden ist *ganz augenscheinlich* und bedarf keiner Erläuterung (vgl. z. B. Beob. 1, 5, 7, 11, 14). Eine geringe Variationsbreite in der Färbung der Tiere ist vorhanden, doch weichen diese Färbungsunterschiede bei der weitaus größten Mehrheit der Tiere nicht grundsätzlich von der Färbung des Bodens ab, vielmehr liegen sie ganz in der geringen Variationsbreite der Bodenfarbe. Eine wesentliche Ausnahme bildet Beobachtung 15; dieser interessante Fall wäre einer weiteren Untersuchung wert.

Resultat aus Tabelle 2: Beobachtungen auf fein-gemischtfarbigem Boden.

Diese wenigen Beobachtungen lassen noch kein klares Bild erkennen. Die Farbvariationsbreite hält sich auch hier durchaus im Rahmen der Bodenfärbung, jedoch ist sie — deutlich bei *Sphingonotus* — parallel der Mannigfaltigkeit der Bodenfarbe weit größer als bei eintönig gefärbtem Boden.

Resultat aus Tabelle 3: Beobachtungen auf grob-gemischtfarbigem Boden.

Es handelt sich bei den Beobachtungen über Anpassung auf grobgemischtfarbigem Boden zu allermeist um gelblichen Sandboden, der mehr oder weniger von einer dunklen Verwitterungsschicht überdeckt war, so daß teils der gelbliche, teils der schwärzliche Boden vorherrschte. Natürlich waren dunkle und helle Flächen nicht durch eine scharfe Linie voneinander getrennt, sondern durch verwischte Übergänge verbunden; trotzdem war es im großen und ganzen möglich, von einer dunklen oder einer gelblichen Fläche zu sprechen.

Es fällt zunächst auf, daß die Tiere durchaus mehr nach dem schwärzlichen Boden gefärbt sind. Doch, wie teilweise bereits angegeben, wurden die schwärzlichen Tiere fast ausschließlich auf diesem schwarzen Boden beobachtet, den sie vor dem gelben bei weitem bevorzugten (vgl. auch Tabelle 4). Dieses Verhalten der Tiere ist leicht erklärlich. Berücksichtigen wir nämlich, daß die gelben Sandstellen fast oder meist ganz

Tabelle 1. *Beobachtungen auf einheitlich gefärbtem Boden.*

Beobachtung Nr.	Fundort und Datum	Bodenfarbe	Spezies	Färbung der Tiere und ihre zahlenmäßige Verteilung	Bemerkungen
1.	VIII. 1924 Nietleben bei Halle, Bruchfelder (Schlucht)	matt okergelb bis graugelb	*Oedip. coerul.*	etwa 150; gelbgrau nur mit ganz geringer Variationsbreite	
2.	25. V. und 21. VI. 1926 = 1	= 1	„ Nymphen	gelb = 1 graugelb = 2	
3.	VIII. 1926 Wilhelmshorst b. Berlin	grau-gelber Sand	*Oedip. coerul.*	gelb bis gelbgrau = 5	
4.	15. IX. 1926 Gitschtal bei Hermagor (Kärnten)	dunkelgrau	„	fast schwarz bis dunkelgrau = 8 bräunlichgelb = 2	
5.	IX. 1925 Totes Tal bei Pottenstein (Fränk. Schweiz)	grau-schwärzlich	„	grau mit geringer Variationsbreite nach helleren und dunkleren Tönen	
6.	VIII. 1926 Wilhelmshorst b. Berlin	brauner Torfhügel, nur wenige Stellen nicht bewachsen	„	rötlichbraun = 1 ♀	diese auffallende Anpassung leider nur durch *ein* Tier belegt
7.	VIII. 1925 Abbazia (nahe a. Strand	rostbraun (durch Verwitterung)	„	rostbraun	beobachtet von Herrn Dr. Rensch

Fortsetzung von Tabelle 1.

Beobachtung Nr.	Fundort und Datum	Bodenfarbe	Spezies	Färbung der Tiere und ihre zahlenmäßige Verteilung	Bemerkungen
8.	VIII. 1925 Garda-See, Strand	weißlich	*Oedip. coerul.*	in überwiegender Mehrheit weißlich	beobachtet von Herrn Dr. RENSCH
9.	Caldonazzo-See (Süd-Tirol)	steinig, rostrot (Eisenoxyd)	*Sphingonotus coerul.*	zum größten Teil rostrot gefleckt	beobachtet von Herrn Dr. RAMME
10.	Mondello bei Palermo (Sandstrand)	sandfarben (graugelb)	„	ausgesprochen sandfarben, bis auf eine Binde auf den Hinterschenkeln ohne Flecken und Binden	beobachtet von Herrn Dr. RAMME und als *f. concolor* beschrieben
11.	Rovigno, Meeresstrand	fast ausschließlich weiße Steine	*Oedip. coerul.* u. *Oedip. german.*	durchgehend weißlich	beobachtet von Herrn Dr. RAMME
12.	IX. 1925 Streitberg (Frk.Schw.)	dunkelgrau bis schwärzlich	*Oedip. german.*	schwärzlich	
13.	15. VIII. 1925 Kaiserstuhl, Liliental	gelber Löß	*Oedip. coerul.*	gelbbraun (z. T. mit grauem Einschlag), Schenkel leuchtend gelb	beobachtet von Herrn Dr. GÖTZ
14.	19. IX. 1926 Spitzberg b. Tübingen	rötlich (Röt-Boden)	*Oedip. coerul.* u. *Oedip. german.*	schwach gelblich mit deutlich rötlichem Ton	„
15.	einige 100 m vom vorig. Fundort (14) entfernt	blaugrau	„	„ nicht angepaßt	„ eine Einwanderung der Tiere vom rötlichen auf den graublauen Boden wäre möglich

Tabelle 2. *Beobachtungen auf fein-gemischtfarbigem Boden.*

Beobachtung Nr.	Datum und Fundort	Bodenfarbe	Spezies	Färbung der Tiere und ihre zahlenmäßige Verteilung	Bemerkungen
1.	13. IX. 1926 Hermagor (Kärnten), Steinbruch	dunkelgrauer Schiefer, überall mit gelblich-bräunlich. Verwitterungsstellen durchsetzt	*Oedip. coerul.*	gelblichgrau = 3 ♂, 4 ♀ grau (dunkel) = 1 ♂, 1 ♀	
2.	13. IX. 1926 Gailtal bei Hermagor (Kärnten), Flußufer	weiße und dunkelgraubläuliche Kiesel bunt durcheinander gemischt, vereinzelt gelblicher Sand	„	gelblichgrau = 1	
3.	„	„	*Sphingonotus coerul.*	blaugrau = 1 ♂, 4 ♀ bräunlichgrau = 4 ♂, 7 ♀ mittelgrau = 1 ♂, 3 ♀	die blaugraue Färbung der Tiere entsprach der blaugrauen Farbe der Kiesel vollkommen

vegetationslos sind, die Tiere aber naturgemäß an das Vorhandensein von Vegetation gebunden sind, so haben sie keine „Veranlassung", gelben Sandboden aufzusuchen. Kommen sie durch irgendeinen Zufall auf hellen Sand, so werden sie, schon durch das Nahrungsbedürfnis gezwungen, bald wieder schwarzen Boden aufsuchen, auf dem die Nahrung der Tiere hauptsächlich vorhanden ist.

Die Variationsbreite ist im Vergleich zu den Tieren auf einheitlich gefärbtem Boden größer und schwankt zwischen schwarz, schwarzbraun und grau. Daneben kommen, wenn auch in verschwindender Minderheit, andere Färbungen vor, z. B. gelb, graugelb u. a., die also mehr dem gelben Sandboden angepaßt sind[1]). Mit Ausnahme der vereinzelt auftretenden rotbraunen Färbung halten sich alle Farbtöne innerhalb der vorhandenen Farbenskala des Bodens.

Betrachten wir aber nun die *zahlenmäßige Verteilung* der Tiere, so finden wir auch hier in den meisten Fällen eine weitgehende Abhängigkeit von der jeweils vorherrschenden Bodenfärbung. Ist diese mehr nach schwarz gerichtet, so überwiegt die Zahl der schwarzen Tiere (vgl. Beob. 8, 9, 10), geht sie zu helleren Tönen über, z. B. nach grau, so ist eine deutliche Zunahme der heller gefärbten Tiere zu beobachten (vgl. Beob. 11).

Das Auftreten von den verschiedensten Färbungen der Tiere auf grob-gemischtfarbigem Boden so, wie sie uns ohne Berücksichtigung der zahlenmäßigen Verteilung beim ersten Hinblick entgegentreten, zeigt, mit welcher Vorsicht man oft Einzelbeobachtungen auswerten darf, und wie wichtig es ist, die Farbanpassung statistisch an einer größeren Zahl von Tieren festzustellen.

Zusammenfassend läßt sich über die vorliegenden Beobachtungen auf grob-gemischtfarbigem Boden sagen: Trotz einer größeren Variationsbreite ist eine starke Abhängigkeit von der jeweils vorherrschenden Färbung festzustellen, die in dem Überwiegen der betreffenden Farbvariation zum Ausdruck kommt. Die Variationsbreite beschränkt sich hauptsächlich auf die schwärzliche Färbung, eine Erscheinung, die in der deutlichen Bevorzugung des schwärzlichen Bodens gegenüber den gelblichen, vegetationslosen Sandstellen ihre Erklärung findet.

Unberücksichtigt blieb bisher die rotbraune Färbung. Bei diesem ganz vereinzelt auftretenden Farbton ist eine Beziehung zur Bodenfärbung nicht zu erkennen. Das gleiche gilt für die als „formae" benannten Abweichungen der Zeichnung, nämlich die gelbe und rostrote Färbung der hinteren Pronotumhälfte (*f. ferrugata* und *f. collaris*) und die gelbe Umsäumung des hinteren Pronotumrandes (*f. marginata*).

---

[1]) Es ist ja auch in ganz geringem Maße der gelbe Boden mit Gras bewachsen.

Tabelle 3. *Beobachtungen auf grob-gemischtfarbigem Boden.* (Von der großen Zahl dieser Beobachtungen sind nicht sämtliche in der Tabelle aufgenommen, vor allem soweit sie nichts Neues brachten.)

Beobachtung Nr.	Datum und Fundort	Bodenfarbe	Spezies	Färbung der Tiere und ihre zahlenmäßige Verteilung	Bemerkungen
1.	27. VII. 1926 Oderin (Mark), Waldblöße	gelber Sand, an den meisten Stellen von bräunlich-schwärzlichem Mulm überlagert	*Oedip. coerul.*	schwarz = 28 (2 ♀ der *marginata*-, 2 ♂ der *ferrugata*-, 3 ♂ der *collaris*-Form), fast schwarz bis dunkelgrau = 49 (2 ♀, 1 ♂ der *marginata*-, 2 ♂ der *ferrugata*-Form), bräunlichgrau = 18 (1 ♂, 1 ♀ der *marginata*-Form), rotbraun = 1 ♀	
2.	„	„	*Sphing. coerul. intermedia*	alle Übergänge von schwärzlich bis graugelb (erstere vorherrschend) = 80	
3.	18. IX. 1926 Basdorf (Mark), Ödland	dunkelgrauer Verwitterungsboden, dazwischen größere und kleinere Sandflecken	*Oedip. coerul.*	schwarz bis grauschwarz = 10 ♂, 15 ♀, rotbraun = 1 ♀	
4.	„	„	*Sphing. coerul. intermedia*	grau-schwärzlich bis grau-gelblich (in allen Übergängen) = 6 ♂, 18 ♀, gelb = 1 ♀	
5.	14. VIII. 1926 Glienicke bei Berlin	grau (z. T. schwärzlich) mit gelben Sandstellen	*Oedip. coerul.*	schwarz = 4 (1 ♀ der *marginata*-Form), dunkelgrau = 6, hellgrau = 3 braun-schwärzlich	

	Stahnsdorf bei Berlin	„	„	schwarz = 3, dunkelgrau = 3, grau = 9, graugelb = 1, braunschwärzlich = 2	
7.	VIII. 1926 Wilhelmshorst b. Berlin	gelbgrau m. schwärzlich. Verwitterungsstellen	„	dunkelgrau = 2, rotbraun = 1	
8.	18. VI. 1926 Hermsdorf bei Berlin, Wasserturm	vorwiegend schwarz mit kleinen gelblichen Sandstellen	„ Larven	schwarz = 31 (1 der *ferrugata*-, 3 der *marginata*-Form), fast schwarz = 8, grau = 2, bräunlich-schwärzlich = 3	Tiere waren fast ausschließlich auf dunklem Boden
9.	16. VI. 1926 = 8	schwärzlich m. gelblichen Sandstellen	„	schwarz = 42 (2 der *ferrugata*-, 3 der *marginata*-Form), fast schwarz = 34, grau = 6, bräunlich-schwarz = 2, gelb = 2, gelbbraun = 1	das gelbbraune Tier saß auf gelben Sand, die übrigen zumeist auf dunklem Boden
10.	17., 23., 25. VI. 1926 Glienicke, Hermsdorf und Waidmannslust bei Berlin	schwärzl. (vorherrschend), dazwischen einzelne helle Sandflächen	„	schwarz = 17 (1 der *ferrugata*-Form), fast schwarz = 19, braunschwarz = 2, grau = 4	die dunklen Tiere wurden fast ausschließlich auf dunklem, die grauen auf hellerem Boden beobachtet
11.	29. VI. 1926 Hermsdorf bei Berlin, Wasserturm	dunkelgrau (stellenweise durchsetzt m. bräunlichem Moos), dazwisch. gelbliche Sandstellen	„	schwarz = 23, (2 der *marginata*-Form), fast schwarz = 25, braunschwarz = 8, grau = 14, hellgrau = 1, rotbraun = 2	
12.	17. VI. 1926 Glienicke bei Berlin	hell graugelb. Sand, dazwischen einige schwärzl. Flächen	„	schwarz = 2, fast schwarz = 3, grau = 1	

Das ganz spontane Auftreten dieser Färbungen und Zeichnungen spricht wohl dafür, daß wir es hier mit Mutationen zu tun haben (vgl. das auf S. 620, Abs. 1 Gesagte).

Zusammenfassung der Beobachtungen.

Vergleichen wir noch einmal *zusammenfassend*[1]) die Anpassung an den verschiedenen Farbcharakter der Böden, so finden wir mit wenigen Ausnahmen *eine erstaunliche Parallele zwischen Bodenfarbe und Färbung der Tiere. Besonders deutlich tritt diese bei den Beispielen für eintönig gefärbten Boden hervor. Eine größere Variationsbreite findet sich auf gemischtfarbigem Boden, doch geht diese* — besonders deutlich an den Beispielen von grob-gemischtfarbigem Boden — *mit wenigen Ausnahmen vollkommen parallel der Variationsbreite der Bodenfarbe.* Bei fein-gemischtfarbigem Boden scheint der Zahlenwert der Variationen der Tiere nicht immer parallel der quantitativen Verteilung der Bodenfarbe zu gehen.

Aus den wenigen Beobachtungen an *Sphingonotus coerulans* und *Oedipoda germanica* geht hervor, daß auch bei ihnen eine weitgehende Anpassung an die Bodenfarbe vorhanden ist.

III. Verhalten der Tiere zur Bodenfarbe.

Auf das Verhalten der Tiere auf gleichmäßig gefärbtem Boden braucht nicht näher eingegangen zu werden, da den Tieren in diesem Falle keine Bodenwahl gelassen ist.

Ebenso ist es im allgemeinen bei fein-gemischtfarbigem Boden. Teilweise sind hier die einzelnen, den Boden zusammensetzenden Farbteilchen, z. B. Kieselsteine, ebenso groß oder gar kleiner als das Tier. Beobachtungen an *Sphingonotus* und *Oedipoda* zeigten keine Bevorzugung der gleichgefärbten Teile. Es kam ebenso häufig vor, daß die Tiere nach dem Sprung sich auf einen weißen oder dunklen Stein niederließen oder auch zwischen solchen Steinen. In jedem Falle aber verschwanden die stillsitzenden Tiere (für das menschliche Auge) stets in ihrer Umgebung, da eben der Boden aus allen den kleinsten Farbteilchen zusammengesetzt war.

Anders ist es bei grob-gemischtfarbigem Boden, dessen größere oder kleinere verschiedenfarbigen Flächen dem Tiere eine Wahl gestatten. Hier war es möglich, ein etwaiges Auswählen gleichgefärbten Bodens festzustellen.

Bereits im vorigen Kapitel war das Verhalten der Tiere in einigen Fällen erwähnt. In Tabelle 4 sind einige Einzelbeobachtungen bei hierfür besonders günstigen Bodenverhältnissen zusammengestellt.

---

[1]) Vgl. hier auch die in der Literaturübersicht erwähnten Angaben über *Oedipoda coerulescens* und verwandte Arten, auf die hier nicht noch einmal eingegangen werden soll.

Nr.	Farbe des Bodens	Farbe des Tieres	Augenblickliche Anpassung	Jeweilige Anpassung[2]) bei Verfolgung	Bemerkungen
1.	gelblicher Sand mit dunkelgrauen Einsprenglingen	grau-bräunlich	gut	−, +, −, −, −, +, +, +, +, −, + flüchtet ins Gras	
2.	im allgemeinen bräunlich-schwärzlicher Boden mit vereinzelten Sandstellen	fast schwarz	„	+, +, +, +, +, +, +, −, +, +, +, +, +, + flüchtet ins Gras	da der Boden fast nur dunkel war, ist wenig Gelegenheit für Nichtanpassung gegeben
3.	dunkle Verwitterungsflächen mit gelben Sandflächen gemischt	braun-schwärzlich	„	+, −, +, +, ?, ?, ?, +	
4.	dunkle, schwärzliche Flächen mit graugelben Sandflächen gemischt	hellgraugelb	schlecht	+, +, −, −, −, +, −, −, +, +, +, −, −, −, +	Tier ist wenig bewegungslustig, nur kleine Sprünge
5.	verwaschen, grau mit gelben Sandeinsprenglingen	grau	sehr gut	+, +	kleine Sprünge
6.	gleich Nr. 5	hellgrau	gut	+, +, + flüchtet ins Gras	
7.	„	dunkelgrau	„	+, +, +, +, +	Boden fast einheitlich, daher wenig Wahlmöglichkeit
8.	graue und gelbliche Flächen gemischt, teilweise ineinander übergehend	„	weniger gut	+, +, +, −, −, −, +, +	
9.	dunkelgrau mit helleren Sandstellen	„	?	−, −, −, +	
10.	heller Sand vorherrschend, mit einzelnen schwärzlichen bis grauen Einsprenglingen	schwärzlich	gut	+, +, −, −, +, −, −	bleibt längere Zeit auf gelb
11.	schwärzlich	fast schwarz	„	+, +, +, +, +, −, −	
12.	graugelbe Sandflächen mit schwärzlichen Einsprengling.	grau-bräunlich	„	+, +, −, +, −	

[1]) Es sind hier nur einige der Beobachtungen als Beispiele abgedruckt.

[2]) Es bedeutet + Übereinstimmung der Farbe des Tieres mit der Bodenfärbung, — Nichtübereinstimmung.

Nach den speziellen Beobachtungen Vosselers an einigen Wüstenheuschrecken und nach den allgemein gehaltenen Angaben anderer (vgl. z. B. Doflein (1908), Zacher (1917)) war ein starkes Bevorzugen des gleichgefärbten Bodens bei verfolgten Tieren anzunehmen. Gewiß war auch bei den vorliegenden Beobachtungen eine Bevorzugung der gleichen Bodenfarbe bei *ruhig sitzenden, erstmalig beobachteten Tieren* festzustellen; wenn auch hier noch eine gewisse Zahl von Nichtübereinstimmungen beobachtet werden konnte, *so scheint sie doch die Regel zu sein.*

Bei Verfolgung aber war ein *Bestreben, gleichgefärbten Boden aufzusuchen,* in einer erheblichen Zahl von Fällen *nicht mehr klar zu erkennen.* Oft hatte man durchaus den Eindruck, daß sich das Tier vollkommen wahllos auf einen beliebig gefärbten Boden niederließ, der eben in der entgegengesetzten Richtung lag, von der die Störung (Herannahen des Menschen) ausging. Lange verfolgt, flüchteten in mehreren Fällen die Tiere in Grasbüschel.

Zusammenfassend können wir sagen, daß bei den in Ruhe befindlichen Tieren (also vor der Störung beim erstmaligen Antreffen) das Bevorzugen gleichgefärbten Bodens im allgemeinen deutlich zu erkennen ist. Bezüglich des Verhaltens flüchtiger Tiere stehen aber den durchaus zahlreichen Fällen von einem Aufsuchen gleichgefärbten Bodens (zufällig oder planmäßig?) eine genügende Anzahl von entgegengesetztem Verhalten gegenüber, so daß diese Fälle nur schwerlich als die „die Regel bestätigenden Ausnahmen" angesehen werden können. Es dominiert in vielen Fällen der Fluchtreflex über das Bestreben (Instinkt?) der Tiere, gleichgefärbten Boden zu bevorzugen.

Wir kommen mit der Behandlung des Verhaltens der Tiere zur Bodenfarbe zu der Frage nach dem Vorteil, den die sympathische Färbung den Tieren ihren Feinden gegenüber gewährt.

Ganz allgemein wird bereits die *artspezifische Färbung,* in unserem Falle die ausgesprochene Erdfärbung, die trotz der relativ starken Variation im Vergleich zu den bei Orthopteren möglichen Färbungen, doch nur eine kleine Farbenskala umfaßt, ein gewisses Verschwinden in der Umgegend herbeiführen, zumal auch schon die Form der Tiere keine auffallende ist; denn ein still am Boden sitzendes Tier gleicht beim flüchtigen Hinsehen einem Stein, einem Stück Holz oder Erdbrocken. Auch die oben erwähnte, in hohem Maße somatolytisch wirkende Bänder- und Fleckenzeichnung ist ein wirksames Mittel, ein Verschwinden in der Umgebung herbeizuführen.

Obgleich schon diese artlich bedingten Merkmale — wenigstens nach menschlichem Maßstab gemessen — eine schützende Wirkung für die Spezies bedeuten, finden wir außerdem noch innerhalb der Art eine weitgehende Anpassung an die feineren Farbtöne, wie wir aus obigen

Betrachtungen sahen, mag diese Anpassung nun eine individuelle oder eine lokale sein.

Es handelt sich bei dem etwaigen Schutz, den die sympathische Färbung den Heuschrecken gewährt, naturgemäß stets um einen Schutz gegen Augentiere, also in der Hauptsache gegen Vögel und Eidechsen. Allerdings werden bei uns letztere nur als Feinde der Larven in Betracht kommen, denn unsere heimischen Eidechsenarten werden kaum die erwachsenen Tiere der hier betrachteten Spezies infolge ihrer Größe als Nahrung aufnehmen.

Vorläufige Beobachtungen an Hühnern — ich bin mir wohl bewußt, daß sie nicht die natürlichen Feinde der Heuschrecken sind — zeigten, daß sämtliche Tiere, auch die gut angepaßten, bereits bei der geringsten Bewegung sogleich entdeckt und gefressen wurden. Es ist anzunehmen, daß die natürlichen Feinde in gleicher Weise die Bewegung wahrnehmen. Sollten also die Tiere einen Schutz durch sympathische Färbung genießen, so ist unbedingte Bewegungslosigkeit notwendig.

Um bei den Experimenten mit Hühnern den Faktor der Bewegung auszuschalten, wurden tote Tiere den Hühnern vorgelegt. Hierbei war deutlich zu beobachten, daß die nicht angepaßten Tiere zuerst gesehen und gefressen wurden, dann aber auch sämtliche anderen. Es wurden beispielsweise zwei Tiere dicht nebeneinander auf losen Gipsboden gelegt. Während das eine seine natürliche graue Färbung hatte, wurde das andere ganz mit Gips überstäubt, so daß es mit dem Boden völlig gleichgefärbt war. Das zu erwartende Ergebnis war, daß das graue Tier zuerst gefressen wurde, sogleich darauf aber auch das weiß bestäubte.

Rein theoretisch zu schließen werden auch in der freien Natur stillsitzende, gut angepaßte Tiere von ihren natürlichen Feinden zweifellos leichter übersehen als die nichtangepaßten.

Betrachten wir nun die Tiere im Freien nach ihrer Beweglichkeit[1]), so können wir feststellen, daß besonders bei Sonnenschein die Tiere recht beweglich[2]) sind, dies gilt besonders für die ♂♂. Die ♀♀ sind bedeutend ruhiger, vor allen dann, wenn sie kurz vor der Eiablage stehen. Oft kann man sie mit dem Fuße anstoßen, ohne daß sie von der Stelle springen. Dies beruht aber wohl mehr auf dem durch die Trächtigkeit bedingten Unvermögen, sich schnell zu bewegen, als auf dem Instinkt, bei Gefahr still zu sitzen. Daß in diesem Falle die Tiere durch sympathische Färbung einen Vorteil haben, ist nicht von der Hand zu weisen. Hierauf könnte vielleicht auch die größere Anpassungsfähigkeit

[1]) Berücksichtigt muß hier allerdings werden, daß die Tiere dem Beobachter meist erst durch ihre Flucht auffallen, also bereits, wenn sie gesehen werden, in ihrer Ruhe gestört sind. Es wird in vielen Fällen schwierig sein, festzustellen, ob das Tier den Beobachter bereits bemerkt hat oder nicht.

[2]) Ganz besonders auffallend bei *Sphingonotus coerulans*.

der ♀♀, wie auf S. 619, Abs. 3 hervorgehoben, ihre Erklärung finden. Solche größere Geschütztheit der ♀♀ ist ja aus anderen Gebieten der Tierwelt zur Genüge bekannt und stets damit erklärt, daß die ♀♀ für die Erhaltung der Art ganz besonders wichtig sind.

Es ist nicht ratsam, weiter auf die Schutzfrage einzugehen, ehe nicht Versuche mit den natürlichen Feinden vorliegen.

Wenn diese, vor allem für die heimische *Oedipoda coerulescens* geltenden Feststellungen in gewissem Gegensatz zu vielen anderen, besonders in den Wüstengegenden gemachten Beobachtungen stehen (siehe besonders Vosseler), so ist wohl das zu berücksichtigen, daß in unseren künstlich geschaffenen Kulturgegenden die Schutzfrage ganz anders zu bewerten ist. In den natürlichen von der Kultur unberührten Gegenden, wo der „Kampf ums Dasein" in weit größerem Maße ausgeprägt ist, spielt eine vorhandene Schutzanpassung naturgemäß eine ganz andere Rolle als bei uns; und dort scheint auch das Verhalten der Tiere dem Prinzip der Schutzfärbung zu entsprechen. Gewiß haben auch früher bei uns andere Lebensbedingungen für die Tiere bestanden, die Zahl der Feinde war größer und vielleicht entsprach auch damals das Verhalten vielmehr der vorhandenen Schutzfärbung. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß mit den veränderten, für die Tiere in dieser Beziehung günstiger gewordenen Bedingungen auch das Verhalten der Tiere sich geändert hat und jetzt nicht mehr so deutlich hervortritt, daß aber noch die Fähigkeit der Anpassung in hohem Maße erhalten geblieben ist.

IV. Entstehung der Farbanpassung.

Sahen wir im Vorhergehenden, daß eine lokale Farbanpassung an den Boden durchaus vorhanden ist, so kommen wir nun zu der Frage: Wie kommt eine derartige Farbanpassung zustande?

Die teilweise noch recht hypothetischen Erklärungsversuche, die in der Literatur Eingang gefunden haben und die speziell für die Anpassung an die Bodenfarbe in Betracht kommen, sind

1. Allmähliche Anpassung durch Selektion.

Die der Bodenfarbe am meisten ähnelnden Tiere bleiben im Kampf ums Dasein erhalten, während alle übrigen den Verfolgungen ihrer Feinde erliegen.

Die so gedachte Anpassung kann entweder von geringen Färbungsähnlichkeiten, die in der Variationsbreite des Tieres liegen, ausgehen, um sich dann über Generationen hin bis zur vollkommenen Farbanpassung weiterzubilden; oder sie kann durch eine plötzlich, mutativ auftretende, mit dem Boden von vornherein übereinstimmende Färbung bei einzelnen Tieren erzielt werden, die diese Färbung dann weiter vererben. Es sind dies ja allzu bekannte Dinge, als daß ein weiteres Eingehen auf diesen Erklärungsversuch erforderlich wäre, zumal er uns zu keinem feststehenden Resultat verhelfen wird, da er einer experimentellen Untersuchung nur schwer zugänglich sein dürfte. Grundbedingung für die Möglichkeit dieser Entstehungsweise ist die Erblichkeit der Farben (genotypische Beschaffenheit).

2. Unmittelbare, individuelle Anpassung.

a) *Durch Sinneseindrücke.*

Ähnlich wie bei den die Farbe spontan wechselnden Tieren (z. B. Scholle) werden die Farben mit dem Auge wahrgenommen und über die Nervenbahnen an die pigmentbildenden Zellen weitergeleitet, die durch diesen Reiz veranlaßt ihrerseits *die* Pigmente zur Ablagerung bringen, die der Farbe des Bodens entsprechen.

Zur Klärung dieser Frage fehlen bisher genauere Experimente[1]). Die Erblichkeit der Farben bildet hier nicht die Voraussetzung[2]).

b) *Durch Farbphotographie.*

Dieser von Vosseler für die Heuschrecken gemachte Erklärungsversuch läuft darauf hinaus, daß die vom Boden reflektierten Strahlen unmittelbar auf die pigmentbildenden Zellen einwirken. Bei diesen wird die Fähigkeit angenommen, auf die betreffenden Strahlen — ähnlich wie eine farbenempfindliche photographische Platte — derart zu reagieren, daß sie die mit der Bodenfarbe übereinstimmenden Pigmente zur Ablagerung bringen. Da uns dieser Erklärungsversuch speziell interessieren wird, werden wir weiter unten näher darauf zurückkommen. Er verlangt die Nichterblichkeit der Farben.

3. Durch Autosuggestion (vgl. Piepers 1913).

Es wird die Annahme gemacht, daß die Tiere durch das „Verlangen", ihrer Umgebung ähnlich zu werden, imstande sind, sich der Bodenfarbe (vielleicht ganz allmählich über Generationen hin) anzupassen.

Das Eingehen auf diesen Erklärungsversuch möge unterbleiben, da es uns auf ein allzu spekulatives Gebiet führen würde.

Die Beantwortung der oben gestellten Frage erfordert, wie wir sahen, zunächst die Lösung einer anderen Frage, nämlich: Sind die einzelnen Farbvariationen erblich fixiert, oder können sie durch irgendwelche jeweils wirksamen Faktoren im individuellen Leben des Tieres beliebig hervorgerufen werden, sind sie also genotypisch oder phänotypisch bedingt?

Leider ist diese Grundfrage bisher in keiner Weise geklärt. Schuld daran ist wohl in der Hauptsache die Schwierigkeit einer Züchtung, die nur unter den günstigsten Bedingungen, am besten in Freilandterrarien Erfolg haben wird.

Trotz der notwendigen Voraussetzung einer Klarstellung der Erblichkeit möchte ich auf den Erklärungsversuch: Anpassung durch Farbenphotographie, näher eingehen, da er durch die, in der Literatur häufig zitierten Beobachtungen Vosselers (1902/03), einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Durch die Beobachtung der Farbanpassung, hauptsächlich der Wüstenheuschrecken, die sich oft auf kleinstem Lebensraum und bis

[1]) Plotnikow (1924) konnte beobachten, daß Farbänderungen bei *Locusta migratoria*, die von Damph (1925) als Anpassung angesehen werden (vgl. Nachtrag), auch nach Blendung der Tiere vor sich gehen.

[2]) Es besteht wohl die Möglichkeit, daß die erzielte Färbung allmählich über eine oder mehrere Generationen erblich wird (vgl. Dürken 1918).

in die feinsten Nuancen feststellen ließ, kam Vosseler zu der Überzeugung, daß jedes einzelne Tier die Fähigkeit besitzen müsse, sich in seinem individuellen Leben der Bodenfarbe anzupassen. „Dies setzt aber eine ganze Reihe physiologischer Bedingungen voraus, vor allem diejenige, daß die dafür in Betracht kommenden Farbstoffe nicht schon vor den Häutungen präformiert sind, wie etwa in den Puppen der Schmetterlinge in den letzten Tagen des Reifens, sondern erst nach dem Verlassen der Larvenhaut, mit der Ausbildung des nächstfolgenden Stadiums, entstehen. Sodann müssen die Farbstoffe oder vielmehr deren Grundformen nicht nur für Licht im allgemeinen, sondern speziell für bestimmte Farbenreihen empfindlich sein usw. kurz gesagt, wir müssen in dem Insekt das voraussetzen, was man als ideale chromophotographische Platte bezeichnen könnte. Da bekanntlich aus physiologischen und anatomischen Ursachen beim fertigen Insekt Farbveränderungen, wenn auch nicht ganz ausgeschlossen, so doch jedenfalls nur von untergeordneter Bedeutung sind, beschränkt sich die Funktion dieser Platte auf die Wiedergabe des Tons und der Struktur der Umgebung in der Zeit vom Abstreifen der letzten Larvenhaut bis zum Erhärten der neuen Chitindecke“ (Teil II, S. 34—35).

Die Vorgänge während der von Vosseler beobachteten Häutung scheinen für diesen Erklärungsversuch zu sprechen. Kurz nach der Häutung zeigten die Tiere nur schwache Andeutungen der später deutlich hervortretenden Zeichnungen; die Grundfarbe der Flügel war mehr oder weniger weiß, die des Körpers und der Beine gelblich. Erst allmählich wurden die endgültigen Farbtöne ausgeprägt, die nach dem Erhärten des Chitins unveränderlich bleiben.

Leider konnte Vosseler nicht die Versuche anstellen, die erst die Richtigkeit seiner Annahme bestätigt hätten, nämlich wie weit die an eine bestimmte Bodenfarbe angepaßten Tiere nach der Häutung, auf einen andersfarbigen Boden versetzt, ihre frühere Farbe aufgeben und die Farbe des neuen Bodens annehmen[1]). Diesen Mangel hebt bereits Jacobi hervor (S. 25).

Ehe ich die von mir durchgeführten Züchtungsversuche von *Oedipoda coerulescens* beschreibe, möchte ich einen Einwand noch gegen die Hypothese der Farbenphotographie hervorheben. Es treffen doch auf die Oberfläche des am Boden sitzenden, sich häutenden Tieres nicht nur die vom farbigen Boden reflektierten Strahlen auf, sondern es fallen

---

[1]) Doflein (1908) hat die von ihm in diesem Sinne — Anpassung nach jeder Häutung an den jeweils vorliegenden Boden — ausgewerteten Beobachtungen Vosselers wohl unrichtig dargestellt, wenn er sagt: „Sie nehmen diese Färbung“ — gemeint ist die der Bodenfarbe gleichgerichtete Färbung — „in den Stunden nach der Häutung ganz allmählich an und dabei kopieren sie jeweils den Untergrund, auf welchem sie sich aufhalten“ (S. 251).

und zwar gerade auf die Oberseite des Tieres die unendliche Zahl der Tageslichtstrahlen. Warum sollen also nur die reflektierten Lichtstrahlen wirksam sein, die zudem die Oberseite teilweise vielleicht gar nicht erreichen?

Schon aus diesem Grunde scheint mir eine Farbenphotographie im Sinne Vosselers nicht gut möglich. Sollte nun eine, im individuellen Leben des Tieres vor sich gehende Farbänderung je nach der Bodenfarbe vorhanden sein, so scheint mir eine *Mitwirkung der Sinnesorgane bei diesem Vorgang durchaus notwendig.*

Diese Ansicht spricht auch Doflein (1908) aus: „Mir scheint vielmehr eine Fähigkeit der Tiere vorzuliegen, die Pigmente vor dem Erstarren des Chitinpanzers unter dem Einfluß der Augen und des Zentralnervensystems in solcher Weise zu ordnen, daß das Abbild der Umgebung entsteht, — — —" (S. 251). Zu gleicher Ansicht kommt auch Werner (1908).

Um überhaupt einmal die individuelle Anpassungsfähigkeit bei *Oedipoda coerulescens* experimentell zu prüfen, wurden Versuche mit Nymphen in gefärbten Versuchsgläsern angestellt.

Da die Farben im erhärteten Chitin wohl nur in ganz geringem Maße veränderlich sind, und nur während der Häutung etwaige Farbänderungen vor sich gehen können, kam es darauf an, Häutungen der Tiere in den Versuchsgläsern zu erzielen.

Der Boden der Gläser (Durchmesser 5 cm, Höhe 8,5 cm), $^2/_3$ der Wandung und der aus Fliegengaze gefertigte Deckel waren von innen mit verschiedenen Farben gefärbt, und zwar wurden die ungefähr in der Farbvariationsbreite der Tiere liegenden Farben schwarz, grau, rotbraun, okergelb und weiß gewählt. Außerdem wurden auch ungefärbte Gläser zur Kontrolle benutzt. Das Futter bestand in einigen, jeweils für den Nahrungsbedarf ausreichenden Grashalmen, die meist zweimal am Tage erneuert wurden. Es wurden stets frisch gefangene Tiere in die Gläser gebracht, und zwar Nymphen in den zwei letzten Stadien, also vor der zweitletzten und vor der letzten Häutung (in einem Falle [26] vor der viertletzten Häutung). Die Tiere wurden meist einzeln, nur teilweise zu mehreren gehalten.

Von den frisch eingesetzten Tieren ging gewöhnlich in den ersten Tagen ein Teil ein. Doch die Tiere, die sich erst eingewöhnt und das ihnen gebotene Gras angenommen hatten, hielten sich lange. Von etwa 100 Tieren konnten 26 Häutungen erzielt werden.

Aus Tabelle 5 ist die Verteilung der Tiere auf die einzelnen Farbgläser und die Färbung vor und nach der Häutung zu erkennen[1]).

[1]) Vielleicht könnten diese Versuche nicht als einwandfrei gelten, da die Tiere nicht unter natürlichen Bedingungen gehalten wurden. Demgegenüber sei jedoch betont, daß es lediglich darauf ankam, festzustellen, wieweit farbige

Tabelle 5.

Nr.	Farbe des Tieres	Stadium des Tieres	Farbe des Zuchtglases	Datum des Einsetzens	Datum der Häutung	Farbe nach der Häutung
1.	schwarz m. hellem Überflug	V ♀	schwarz	30. VI.	18. VII.	schwarz m. hellem Überflug
2.	dunkelgrau	IV ♀	„	30. VI.	15. VII.	dunkelgrau
3.	graubräunlich, weißl. überhaucht	V ♀	„	30. VII.	6. VIII.	hellgrau mit bräunl. Schimmer
4.	schwärzlich	V ♀	„	30. VII.	10. VIII.	bräunlich-schwärzlich
5.	bräunlich-schwärzlich	V ♀	grau	7. VII.	17. VII.	mittelgrau, bräunlichgelblicher Einflug
6.	fast schwarz *f. ferrugata*	V ♂	„	28. VI.	15. VII.	fast schwarz *f. ferrugata*
7.	grau	V ♀	„	28. VI.	18. VII.	grau mit gelblichem Anflug
8.	grau mit gelblichem Anflug	V ♀	„	28. VI.	16. VII.	„
9.	braunrot	IV ♀	„	7. VII.	10. VII.	braunrot
10.	schwärzlich mit mattgrau. Anflug	V ♀	weiß	30. VII.	3. VIII.	schwarz mit bräunl. Überflug
11.	grau	V ♀	„	30. VII.	13. VIII.	grau mit bräunlichem Anflug
12.	„	IV ♀	„	30. VI.	30. VI. bis 1. VII.	dunkelgrau
13.	dasselbe Tier	V	„	—	25. VII.	grau mit weißlichem Überflug, bräunl. Anflug; am 26. VII. grau mit bräunlichem Schimmer ohne weißl. Anflug
14.	grau-gelblich	IV ♀	„	2. VII.	4. VII.	grau-gelblich bis bräunlich
15.	schwarzgrau	V ♀	okergelb	2. VII.	16. VII.	schwarz
16.	fast schwarz	IV ♀	„	30. VI.	8. VII.	schwarz mit grauem Überflug

Fortsetzung von Tabelle 5.

Nr.	Farbe des Tieres	Stadium des Tieres	Farbe des Zuchtglases	Datum des Einsetzens	Datum der Häutung	Farbe nach der Häutung
17.	schwarz	IV ♀	okergelb	7. VII.	8. VII.	schwarz
18.	„	V ♂	braunrot	22. VII.	23. VII.	„
19.	grauschwarz (Pronotum bräunlich-schwärzlich marmoriert)	V ♀	„	30. VII.	8. VIII.	hellgrau mit bräunl. Anflug
20.	fast schwarz (heller u. dunkler marmoriert)	V ♂	„	30. VI.	15. VII.	fast schwarz (marmoriert)
21.	grauschwarz (Flügel bräunlich, Pronotum bräunlich marmoriert)	V ♀	„	30. VII.	10. VIII.	grau, bräunlicher Schimmer
22.	schwärzlich	V ♂	ungefärbt	30. VI.	9. VII.	schwärzlich
23.	grau mit bräunlichem Ton	IV ♀	„	30. VI.	15. VII.	bräunlichgrau
24.	grauschwarz	V ♀	im dunkl. gehalten	24. VII.	25.—26. VII.	grauschwarz
25.	mittelgrau	V ♀	„	24. VII.	24.—25. VII.	fast schwarz
26.	gelblichgrau	II	„		häutete sich auf d. Transport	gelblichgrau

Aus dieser Tabelle geht einwandfrei hervor, daß nach einmaliger Häutung eine Umfärbung *nicht* eintritt, wenigstens nicht in dem gewünschten Grade und der zu erwartenden Richtung[1]). Leider konnten die Tiere, sofern sie früheren Nymphen-Stadien angehörten, nur in einem

Lichtstrahlen eine Umfärbung des Tieres, wie sie teilweise angenommen wird, bewirken.

[1]) Es konnte zwar in vielen Fällen nach der Häutung eine wenn auch nur unwesentliche Farbänderung festgestellt werden, jedoch niemals in der als Anpassung zu deutenden Richtung. Diese Änderung beruht wohl meist auf einer noch nicht endgültig abgeschlossenen Ausfärbung, sie bedeutet aber niemals einen größeren Sprung von einer Färbung zu einer anderen. Meist waren die verschiedenen Färbungen bereits im vorhergehenden Stadium in geringem Maße angedeutet. Vielleicht sind auch beim fertig entwickelten Tier geringe Farbänderungen möglich, so wie sie bei abgetöteten Tieren auftreten (Verdunkelung).

Falle bis zu einer zweiten Häutung gezüchtet werden; doch auch hier (12 und 13) ist eine scharfe Änderung nicht zu verzeichnen, denn von dem am Tage der zweiten Häutung vorhandenen weißlichen Ton ist am folgenden Tage nichts mehr zu erkennen.

Aus dem Versuche 24—26 ist außerdem ersichtlich, daß auch Tiere, die im Dunkeln gehalten wurden und sich ohne Einwirkung von Lichtstrahlen häuteten, nach der Häutung vollkommen die gleichen Farben wie vor der Häutung angenommen hatten.

Im vollen Einklang mit diesem Ergebnis stehen meine Beobachtungen während der Häutung. Sobald nach dem Aufplatzen des alten Chitinpanzers auf dem Pronotum die neue Chitindecke desselben zum Vorschein kam, war bereits der Farbton des Pronotums fast genau der gleiche wie auf der alten Hülle; in einigen Fällen war dieser Farbton zuerst um ein geringes heller, wurde dann aber nach kurzer Zeit durch Verdunkelung der früheren Farbe genau gleich. Dies galt auch für die Farben der übrigen Körperteile, bis auf die Elytren (und die uns hier nicht interessierenden Hinterflügel). Die sich allmählich erst entfaltenden Elytren — es handelt sich hier natürlich stets um die letzte Häutung — waren noch relativ hell gefärbt, jedoch war auch hier der Farbton der übrigen Teile bereits vorhanden (entweder grau-schwärzlich oder gelblich).

Bei der künstlich vorgenommenen Häutung an Tieren, bei denen die trübe Oberflächenfärbung bereits die Lockerung der abzustreifenden Chitinhülle andeutete, war nach Loslösung der alten Chitinhülle des Pronotums die frühere Färbung in gleicher oder fast gleicher Stärke ausgeprägt.

Die normal abgestreifte Nymphenhaut ist fast völlig pigmentlos bis auf einige winzige Pigmentpünktchen und bis auf Andeutungen der Querbänderung auf den Schenkeln, die auf der Innenseite der Schenkelhaut stets deutlich noch zu erkennen ist.

All diese Beobachtungen legen die Vermutung nahe, daß eine Umbildung und Neubildung von Pigment so, wie es Vosseler für die von ihm beobachteten Heuschrecken annahm, bei *Oedipoda coerulescens* nicht eintritt.

Die in Tabelle 5 zusammengestellten Versuche und die Beobachtungen während der Häutungen lassen wohl klar und deutlich erkennen, daß eine augenblickliche Umfärbung nach der jeweiligen Farbe der Umgebung bei einer einmaligen Häutung und besonders der letzten, bei *Oed. c.* nicht vorhanden ist. Es werden also weder durch eine direkte Einwirkung der reflektierten Lichtstrahlen, noch durch sinnliche Farbeindrücke über das Auge die pigmentbildenden Zellen veranlaßt, das jeweils dem Boden gleichgefärbte Pigment abzulagern, es scheint mir vielmehr das alte Pigment in seiner früheren Form erhalten zu bleiben.

Dies gilt wenigstens für die Zeitspanne von einer bis zur anderen Häutung.

Damit ist jedoch keineswegs gesagt, daß nicht ganz allmählich über mehrere Häutungen hin eine Umfärbung möglich wäre.

Jedenfalls scheint die Farbanpassung von *Oedipoda coerulescens* doch nicht so leicht vonstatten zu gehen, wie sie Vosseler für die afrikanischen Wüstenheuschrecken annimmt.

Es ließen sich hier wohl noch manche theoretische, mehr oder weniger hypothesische Auseinandersetzungen anschließen; ich will mich jedoch nicht näher auf diese, das Problem der Anpassung der Heuschrecken zunächst in keiner exakten Weise lösenden Vermutungen einlassen.

Ich möchte mir daher ein genaueres Eingehen auf diese Fragen vorbehalten, bis es gelungen ist, durch weitere Beobachtungen und durch Züchtungs- und Kreuzungsversuche, soweit diese möglich sind, über die noch unbeantworteten Fragen Klarheit zu schaffen.

Nachtrag.

Eine mir erst während der Korrektur zugegangene Arbeit von Dampf enthält einige recht beachtenswerte Beobachtungen über die individuelle Farbanpassung der amerikanischen Wanderheuschrecke *Schistocerca paranensis*, die hier kurz erwähnt seien.

Die jungen Larven der in großen Scharen auftretenden Heuschrecke sind beim Verlassen des Eies grünlich gefärbt. In den folgenden Stadien ändert sich das Grün in eine aus tiefschwarzen und leuchtend rotgelben Tönen gemischte Färbung um, die das Tier recht auffallend erscheinen läßt. Diese Färbung besitzen alle Larven *innerhalb eines Wanderzuges*. Da wo die Tiere nicht vergesellschaftet vorkommen, also auf größere Strecken hin verstreut und einzeln leben (wie z. B. die nach künstlicher Vernichtung überlebenden Angehörigen eines Schwarmes), sind die Larven in allen Stadien vollkommen grün gefärbt, besitzen also Schutzfärbung. Diese kann auch im individuellen Leben des Tieres angenommen werden. Experimentell konnten diese Beobachtungen durch Massen- und Einzelzuchten bestätigt werden.

Die zwei Färbungsphasen scheinen in hohem Grade zweckmäßig zu sein, denn da, wo die Tiere in großen Schwärmen auftreten, ist eine Ausrottungsgefahr nicht vorhanden, die Tiere können also auf eine Schutzfärbung verzichten, während die einzeln lebenden Tiere ohne Schutzfärbung leichter einer Vernichtung ausgesetzt wären. Dampf spricht die Vermutung aus, daß die Färbung nicht durch einen physikalischen, sondern durch einen psychischen Faktor, nämlich „den der Gesellschaft" ausgelöst wird. Es besteht die Möglichkeit, daß der durch die dauernde gegenseitige Berührung der in Scharen lebenden Tiere verursachte Reiz die schwarze und rotgelbe „Schreckfärbung" hervorruft.

Ganz abgesehen von den Erklärungsmöglichkeiten, die hier nicht näher erörtert werden sollen, würden die Beobachtungen, sofern sie Bestätigung finden, einen recht beachtenswerten neuen Gesichtspunkt in die Frage der Farbanpassung bringen.

Literaturverzeichnis.

1. **Dampf, A.** (1925): Der Färbungswechsel bei den Wanderheuschreckenlarven, ein biologisches Rätsel. Verh. d. III. Entom.-Kongr. Zürich. — 2. **v. Dobkiewicz, L.** (1912): Einfluß der äußeren Umgebung auf die Färbung der indischen Stabheuschrecke — *Dixippus morosus*. Biol. Zentralbl. **32**. — 3. **Doflein, F.** (1908): Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit. Ebenda **28**. — 4. Ders. (1914): In: Hesse, R. u. Doflein, F., Tierbau und Tierleben. II. Leipzig-Berlin: Teubner. — 5. **Dürken, B.** (1916): Über die Wirkung verschiedenfarbiger Umgebung auf die Variation von Schmetterlingspuppen. Zeitschr. f. wiss. Zool. **116**. — 6. Ders. (1918): Über die Wirkung farbigen Lichtes auf Puppen und Falter von *Pieris prassicae* und die Beschaffenheit der unbeeinflußten Nachkommen. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen. Math.-phys. — 7. **Finot, A.** (1895/96): Faune de l'Algérie et de la Tunésie. Ann. de la soc. entomol. de France **64—65**. — 8. **Jacobi, A.** (1913): Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig: Vieweg & Sohn. — 9. **Karny** (1907): Die Orthopterenfauna des Küstengebietes von Österreich-Ungarn. Berlin. entomol. Zeitschr. **52**. — 10. **Krauss, A.** (1902): Beitrag zur Orthopterenfauna der Sahara. Verhandl. d. zool.-botan. Ges., Wien. — 11. **Krauss, H. u. Vosseler, J.** (1897): Beitrag zur Orthopterenfauna Orans (West-Algerien). Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. **9**. — 12. **Menzel, H.** (1913): Einfluß der äußeren Umgebung auf die Färbung der Schmetterlingspuppen (*Vanessa urticae*). Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. **33**. — 13. **Mertens, R.** (1921): Zoologische Streifzüge in Rumänien. Blätter für Aquar.- u. Terrar.-Kunde. **32**. — 14. **Piepers, M. C.** (1903): Mimikry, Selektion, Darwinismus. Leiden. — 15. **Plotnikow, V.** (1924); Some observations of the variability of Locusta Migratoria in breeding experiments. Bull. Ent. Res. Vol. XIV. — 16. **Przibram** (1906): Farbwechsel und Regeneration unserer europäischen Gottesanbeterin. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **22**. — 17. **Ramme, W.** (1920): Orthopterologische Beiträge. Arch. f. Naturgesch. **86**. — 18. Ders. (1923): Orthopterologische Ergebnisse einer Reise nach Oberitalien und Südtirol. Ebenda **89**. — 19. **de Saussure, H.** (1888): Additamenta ad Prodromum Oedipodiorum. Genève 1888. — 20. **Schleip, W.** (1910): Der Farbwechsel von *Dixippus morosus* (Phasmidae). Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. **30**. — 21. **Vosseler, J.** (1902 u. 1903): Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. **16** u. **17**. — 22. **Werner, Fr.** (1901): Die Dermapteren- und Orthopterenfauna Kleinasiens. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **110**. — 23. Ders. (1905): Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise nach Ägypten und dem ägyptischen Sudan. I. Die Orthopterenfauna Ägyptens mit besonderer Berücksichtigung der Eremiophilen. Ebenda **114**. — 24. Ders. (1907): Ende der Mimikryhypothese. Biol. Zentralbl. **27**. — 25. Ders. (1908): Nochmals Mimikry und Schutzfärbung. Ebenda **28**. — 26. **Zacher, Fr.** (1917): Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. Jena: Fischer.

HALAMMOHYDRA, EIN EIGENARTIGES HYDROZOON DER NORD- UND OSTSEE.

Von

Dr. A. Remane,
Kiel.

Mit 21 Textabbildungen.

(Eingegangen am 31. Dezember 1926.)

A. Einleitung.

Bei meinen Untersuchungen über die Mikrofauna des Meeressandes der Kieler Bucht fiel mir im November 1924 ein kleines, tentakelreiches Tier auf, das, abgesehen von dem kurzen Rumpf und der geringen Größe, einem Terebelliden mit seinem Tentakelspiel ähnelte. Die mikroskopische Untersuchung zeigte sofort die Nesselkapseln dieses Tiers, das damit als Cnidarier erkannt war und das bei weiterem Studium sich als Hydrozoon erwies. Innerhalb dieser Klasse stellt es aber einen durchaus eigenartigen Typ dar; ich bezeichne es als *Halammohydra octopodides* nov. gen. nov. spec. Im Herbst 1925 untersuchte ich während dreier Wochen den Meeressand von Helgoland und fand hier sofort *Halammohydra octopodides* im Sand vom Nordoststrande der Düne wieder. Der Schell zwischen den Klippenzügen in Verlängerung der Düne ergab aber noch eine zweite Art derselben Gattung, die ich zu Ehren meines ehemaligen Lehrers in Berlin, Herrn Prof. Dr. Paul Schulze, Rostock, als *Halammohydra schulzei* nov. spec. bezeichne. In der Ostsee habe ich diese zweite Art nicht gefunden, ihr fehlt ja auch die Schellformation. Im Mittelmeer (Neapel) habe ich vergeblich nach einem Repräsentanten der Gattung *Halammohydra* gesucht, womit jedoch ihr Vorkommen im Mittelmeer noch keineswegs endgültig ausgeschlossen ist.

Herrn Prof. Frhr. v. Buddenbrock, Herrn Prof. Dr. A. Kühn und Herrn Prof. Dr. P. Schulze danke ich vielmals für die Überlassung und Übersendung von Literatur.

B. Material und Methoden.

Halammohydra ist selbst für ein Sandtier selten. Es gelang mir im Laufe der Jahre nur 47 Tiere zu erlangen. Ein Teil derselben verwandte ich zur Lebendbeobachtung, die für das Studium der Nesselkapseln und der Bewimperung unerläßlich ist, der Rest wurde fixiert

und abgesehen von einigen Totalpräparaten in Schnittserien von zwei oder 3 μ Dicke zerlegt. Als Fixierungsmittel benutzte ich Sublimat-Seewasser-Eisessig, Sublimat-Seewasser-Osmiumsäure 1 : 1, und Pikrinschwefelsäure nach Fol. Die Kenntnis des Folschen Gemisches verdanke ich Herrn Dr. H. Lengerich, Lübeck. Da die Tiere sich sehr stark kontrahieren können, wurde in einigen Fällen die Fixierungsflüssigkeit heiß angewandt (50—60°); dabei blieben die Tiere vollkommen gestreckt, ohne daß gleichzeitig irgendeine Schädigung der Gewebe eintrat. Die besten Resultate ergab Sublimat-Seew.-Osmiumsäure, angewandt auf $^1/_2$ Stunde. Eine Beeinträchtigung der Färbbarkeit durch Osmiumsäuregemische, wie sie Lengerich 1922 berichtet, habe ich nur an einer Serie feststellen können. Fast ebensogut wirkt das Folsche Gemisch. Zur Färbung der Schnitte verwandte ich Eisenhämatoxylin-Eosin und Hämalaun-Eosin. Vitalfärbung mit Methylenblau versuchte ich mit drei Tieren, doch starben diese, bevor eine Färbung der Nervenelemente eingetreten war.

Die Fangmethoden für *Halammohydra* sind die gleichen wie bei den übrigen Kleintieren des Meeressandes. Der Sand wird in hohe Gefäße gefüllt, stehen gelassen (eventuell mehrere Tage), dann die oberste Sandschicht mit einem Saugrohr abgehoben und in einem flachen Schälchen bei schwächerer (20—30fach) Vergrößerung untersucht. Zur Isolierung der Tiere ist eine starke Saugpipette nötig, da sie sich erstaunlich fest an die Unterlage anheften können.

C. Die Organisation von Halammohydra.

Körpergröße und Körperform. *Halammohydra* dürfte das kleinste bekannt gewordene Hydrozoon sein. Die Länge des Körpers beträgt bei *H. octopodides* im geschlechtsreifen Zustand nur 300—400 μ, *H. schulzei* wird etwas länger (bis 420 μ). Die am Körper ansitzenden Tentakel sind allerdings beträchtlich lang, so daß der Abstand der Spitze eines nach vorn gestreckten vorderen Tentakels von der Spitze des am weitesten nach hinten reichenden hinteren Tentakels 2 mm betragen kann. Die Körperform (Abb. 1) läßt sich am besten mit der von *Hydra* vergleichen (vgl. den Namen), doch ist *Halammohydra* freischwimmend und die Lage des Mundes ist, wie die folgende Beschreibung zeigt, eine vollkommen andere.

Allgemeiner Bauplan. *Halammohydra* besteht aus einem schlanken *Rumpf*, an dessen aboralem Teil zwei direkt übereinander stehende *Tentakelkränze* inserieren. Unmittelbar unter dem zweiten Tentakelkranz befindet sich ein Kranz von *Statozysten*, die mit den Tentakeln alternierend stehen. Die Zahl der Tentakel und Statozysten ist nicht konstant, sondern wechselt mit der Größe d. h. mit dem Alter des Tieres, doch scheint für jede Art eine bestimmte Maximalzahl zu bestehen. Der

Rumpf zerfällt in zwei Teile, einen größeren mit der Mundöffnung am freien Ende, den *Magenstiel*. Dieser verschmälert sich aboralwärts stark und sitzt mit einem ziemlich dünnen Halsteil einer knopfförmigen Verbreiterung, dem zweiten Teil, der *Kappe*, auf. An der Kappe inserieren Tentakel und Statozysten. Die *Gonaden* liegen am Magenstiel. *Halammohydra* ist freischwimmend, kann sich aber bei Beunruhigung fest an die Unterlage anheften.

Nesselkapseln. Drei verschiedene Nesselkapselarten kommen bei *Halammohydra* vor: Mikropenetranten, Makropenetranten und Glutinanten. Volventen fehlen vollkommen.

Am verbreitetsten sind die Mikropenetranten. Es sind birnförmige Kapseln von durchschnittlich nur 5—5 $^3/_4 \mu$ Länge und 3—3 $^1/_2 \mu$ Breite. Am oberen Pol wird durch den Deckel eine Abplattung hervorgerufen. Die drei Stilette sind lang und spitz, ihre Länge beträgt nur etwas weniger als die Kapsellänge. In der ruhenden Kapsel bilden die Stilette einen schmalen, nur bis 0,4 μ breiten Keil, dessen vorderer Teil etwas schneller an Breite zunimmt als der hintere, so daß etwa in der Mitte der Stilettkontur eine ganz schwache Knickung erkennbar ist, wie es Abb. 3b zeigt. Die Verteilung der drei Stilette um die Ansatzfläche ist nicht gleichmäßig; es liegen vielmehr ganz ebenso wie es P. Schulze 1922, Abb. 16, 17 an den Penetranten von *Hydra* dargestellt hat, zwei Stilette sich gegenüber, während das dritte etwa rechtwinklig zu den beiden anderen (P. Schulze gibt etwa 80° und 110° an) an einer Seite liegt. Das Halsstück ist an der explo-

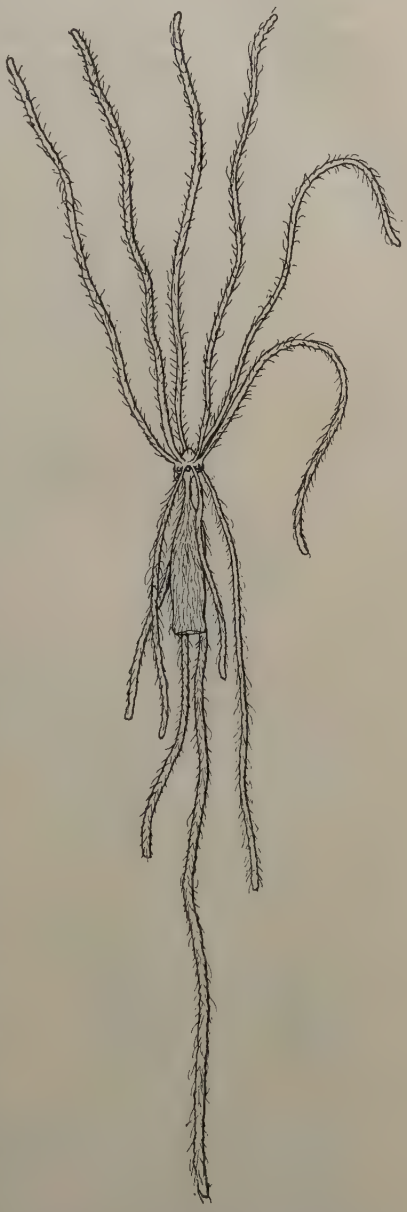


Abb. 1. *Halammohydra octopodides.* Habitusbild eines gestreckten Tieres. Tentakel in der für das schwimmende Tier charakteristischen Haltung. Vergr. × 95.

dierten Kapsel lang (Abb. 3e), das Dornenstück nur mäßig entwickelt; irgendeine Spur von Dornen habe ich auf ihm nicht entdecken können. Auch die Lage der Stilette in der ruhenden Kapsel spricht dafür, daß gar keine oder höchstens minimal entwickelte Dornen vorhanden sind.

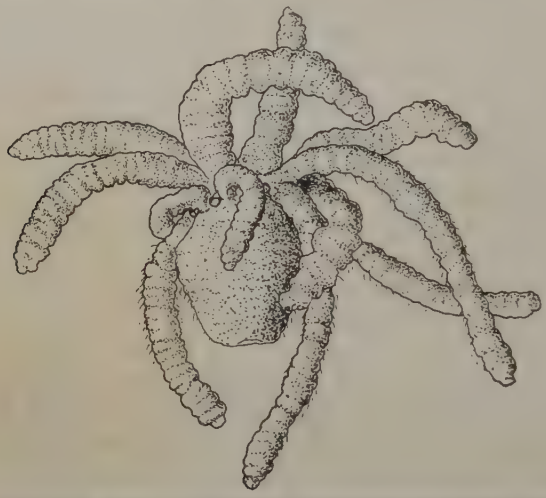


Abb. 2. *Halammohydra octopodides*. Habitusbild eines maximal kontrahierten Tieres. Vergr. × 267.

Die zusammengelegten Stilette enden hinten plötzlich wie abgeschnitten ziemlich dicht vor der hinteren Kapselwand. Von einem darunter liegenden Dornenstück mit den Versteifungslinien ist nichts zu bemerken und

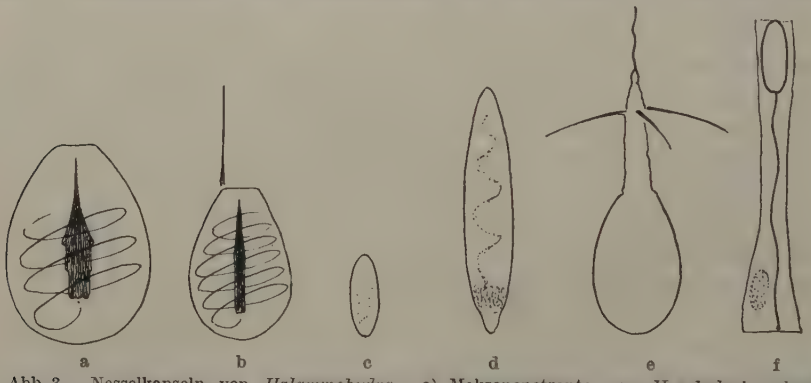


Abb. 3. Nesselkapseln von *Halammohydra*. a) Makropenetrante von *H. schulzei*, ruhend. b) Mikropenetrante, ruhend. c) Glutinante, ruhend. d) Bildungsstadium einer Makropenetrante. e) Mikropenetrante, explodiert. f) Glutinante mit „Stielmuskel" und Cnidoblast. Vergr. × 3700.

es ist auch kein Raum mehr unterhalb der Stilette für sie. Das Zwischenstück fällt durch seine gute Entwicklung und starke Lichtbrechung auf. Die Länge des Fadens beträgt fast 100 μ, er liegt in der Kapsel etwa 7—8mal aufgewunden und zwar verlaufen die Windungen in der Regel

schräg, nur einmal beobachtete ich einen direkt quer gelegten Faden. Im Cnidoblasten ist der Stäbchenkorb sowie das Lasso erkennbar, oft endet letzteres in einem dichten mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Fleck, der der Kapsel eng anliegt (Abb. 15 *L*). Das Cnidocil ist lang, seine Länge kommt der der ruhenden Kapsel gleich. Nach der Explosion tritt eine beträchtliche Volumenverminderung der Kapsel ein.

Der zweite Nesselkapseltyp (Makropenetranten), (Abb. 3 a, Abb. 4 *M*) besitzt gleichfalls einen Stilettapparat, ist aber stets deutlich von dem ersten zu unterscheiden. Die Form der ruhenden Kapsel ist die gleiche, vielleicht ist die Breite im Durchschnitt relativ größer, die Dimensionen sind aber stets beträchtlicher als bei der Mikropenetrante. Sie betragen: Länge $6^1/_2$—$7^1/_2\,\mu$, Breite $4^1/_2$—$5^1/_2\,\mu$. Leider habe ich die Makropenetranten nur ruhend, nie explodiert beobachten können. Immerhin zeigt schon der Stilettapparat in der ruhenden Kapsel deutliche Abweichungen von dem der Mikropenetranten. Die Stilette sind relativ kürzer, nicht gleichmäßig an Breite zunehmend, sondern oben haarfein zugespitzt und sich an der Basis rasch verbreiternd, bis zu $1{,}2\,\mu$, also dem dreifachen Betrag des entsprechenden Maßes bei den Mikropenetranten. Unter den Stiletten ist deutlich das $2\,\mu$ lange Dornenstück mit seinen Versteifungslinien zu erkennen. Demnach besitzen diese Kapseln sehr wohl Dornen. Der Faden ist relativ kurz, nur 3—5mal in der Kapsel aufgewunden und zwar gleichfalls schräg. Die Makropenetranten gleichen also viel mehr den Penetranten von *Hydra* als die Mikropenetranten. Die Glutinanten (Abb. 3 c, Abb. 4 *G*) besitzen die übliche längliche Form, ihre Größe ist sehr gering; ihre Länge beträgt $2^1/_2$—$3^1/_4\,\mu$, ihre Breite etwa $1\,\mu$. Von ihrem Faden habe ich nur ganz schwache Andeutungen gesehen, die auf das Vorkommen sowohl stereoliner als auch streptoliner Glutinanten schließen lassen, volle Sicherheit konnte ich über diesen Punkt jedoch nicht gewinnen. Die Cnidoblasten der Glutinanten sind wie in der Regel sehr lang gestreckt. Der „Stielmuskel" tritt bei Eisenhämatoxylinfärbung sehr scharf hervor. Er verläuft von der Basis der Kapsel als einheitlicher, nur schwach gewellter Faden bis dicht vor die Stützlamelle. Hier endet er mit einer kleinen Verdickung (Querschnitt durch eine der Stützlamelle parallel verlaufende Faser?). Der Kern der Cnidoblasten liegt weit basal (Abb. 3 f, Abb. 4 *G*).

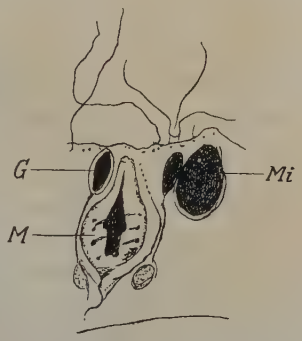


Abb. 4. Schnitt durch das Ektoderm eines hinteren Tentakels von *H. schulzei*, eine Makropenetrante (*M*), eine Mikropenetrante (*Mi*) und zwei Glutinanten (*G*) zeigend. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. × 2500.

Die Verteilung der einzelnen Nesselkapselarten unterliegt nun speziellen, individuellen und regionalen Verschiedenheiten. Unter den

speziellen Unterschieden fällt zunächst die Beschränkung der Makropenetranten auf *H. schulzei* auf; bei *H. octopodides* habe ich bisher stets vergeblich nach ihnen gesucht[1]). Weitere Unterschiede zwischen beiden Arten ergibt die Häufigkeit der Glutinanten, sie sind bei *H. schulzei* bedeutend häufiger als bei *H. octopodides*.

Die individuellen Verschiedenheiten betreffen in erster Linie die Glutinanten; ich traf bei *H. octopodides* neben Individuen mit zahlreichen Glutinanten einige ohne solche. Der Grund für diese Variabilität dürfte allerdings ein rein äußerlicher sein: manche Tiere können beim Schwimmen herausgefangen werden, anderen gelingt es, sich mehrere Male festzuheften, wobei die Glutinanten verbraucht werden und explodierte Glutinanten können wegen ihrer Kleinheit nur sehr schwer entdeckt werden.

Interessant sind wieder die regionalen Unterschiede in der Verteilung der Nesselkapseln am Körper. Am beschränktesten sind in ihrem Vorkommen die Glutinanten. Sie finden sich nur an den Tentakeln und zwar im mittleren und basalen Teil derselben. Hier können sie allerdings an Zahl die anderen Nesselkapselarten um ein Vielfaches übertreffen; auf einem Tentakelquerschnitt von *H. schulzei* zählte ich vier Makropenetranten, vier Mikropenetranten und 17 Glutinanten, auf anderen waren lediglich Glutinanten vorhanden. Die Penetranten sind über den ganzen Körper einschließlich der Kappe verteilt, doch ist ihre Häufigkeit in den einzelnen Regionen sehr verschieden. Die Mikropenetranten finden sich besonders zahlreich an den Tentakeln und zwar an den oberen (apikalen) Teilen derselben. Hier liegen sie meist pflasterartig dicht, oft in nicht ganz regelmäßigen Ringen angeordnet. Die Tentakelbasen enthalten nur etwa $^1/_{10}$ der Menge der Tentakelenden auf gleichem Raum. Am Magenstiel sind sie selten, besonders bei *H. octopodides*, so daß auf zahlreichen Querschnitten keine Mikropenetrante zu finden ist. Etwas dichter liegen sie wieder am Mundrand. Die Makropenetranten sind bedeutend seltener und kommen vereinzelt am ganzen Körper vor. Am Magenstiel ausschließlich des Halsteils liegen sie mindestens ebenso dicht wie auf den Tentakeln, besonders dicht an der Umgebung des Mundes und etwas oberhalb der Mitte des Magenstiels.

---

[1]) Ich weiß nicht, ob andere Hydrozoengattungen eine Parallele für derartige Verschiedenheiten zweier nahestehenden Arten bieten. Vielleicht gehört *Hydra oxycnida* P. Schulze hierher, von der P. Schulze 1917 berichtet, daß die beobachteten Exemplare im Gegensatz zu den anderen *Hydra*-Arten keine Volventen besaßen, worin P. Schulze aber noch nicht ein spezifisches Merkmal, sondern eher einen Zufall sehen möchte. — „Normalerweise besitzt *H. oxycnida* Volventen, wie umfangreiches Material aus Rostock und Rußland zeigt.
P. Schulze."

Die Bildungsstätten der Nesselkapseln liegen in verdickten Ektodermzonen an der Basis der Tentakeln des zweiten Kranzes (vgl. S. 662), und am Magenstiel oberhalb der Mitte und in der Umgebung des Mundes (siehe S. 650). Mikropenetranten werden anscheinend in allen drei genannten Regionen gebildet, am intensivsten jedoch an den Tentakelbasen. Makropenetranten nur am Magenstiel (nur hier wurden Bildungsstadien gefunden), Glutinanten allein in den Tentakelbasen. Die Wanderung der Cnidoblasten vollzieht sich hauptsächlich oder ausschließlich im Ektoderm; im Entoderm oder in dem Magenhohlraum wurden nie Nesselkapseln gefunden, in den Tentakeln mit solider Entodermachse erscheint ja auch Wanderung im Entoderm überaus unwahrscheinlich. Die Bildungsstadien der Kapseln besitzen die bekannte langgestreckte Form, ihre Länge erreicht bei Makropenetranten 10 μ (siehe Abb. 3 d).

Der *Magenstiel*. Der Magenstiel (Abb. 5, 21) besitzt die Form eines Klöppels. Er sitzt mit einem dünnen Stiel (Halsteil) an der Kappe, verbreitet sich dann beträchtlich, bleibt dann etwa die unteren $^2/_3$ gleichbreit oder verschmälert sich langsam nach unten und endet dann unten plötzlich. Die ganze Endfläche wird von der breiten Mundöffnung eingenommen. Ein Stück oberhalb der Mundöffnung ist oft eine seichte ringförmige Eindellung erkennbar, und der durch sie abgegliederte terminale Teil zeigt eine selbständige Bewegung, indem er unabhängig von dem übrigen Magenstiel etwas seitlich bewegt werden kann. Es ist also ein schwach abgesetzter Rüssel vorhanden.

Bei *Halammohydra schulzei* ist der Magenstiel plumper als bei *H. octopodides*, bei letzterer Art ist im Streckungszustand der Stiel dünner als die Tentakel. Ebenso wie die anderen Teile von *Halammohydra* ist auch der Magenstiel stark kontraktil (vgl. Abb. 2). Die Länge des Magenstiels beträgt bei *H. octopodides* im Streckungszustand 250—340 μ, im Kontraktionszustand 90—100 μ. Die Breite am gestreckten Tier in der Mundregion 67 μ, am Hinterende des Rüssels 61 μ, im Mittelteil bis 76 μ, im Halsteil 18—20 μ. Bei *H. schulzei* sind die Längenmaße etwas, die Breitenmaße merklich größer, die größte Breite im Streckungszustand beträgt hier bis 90 μ, die Halsbreite bis 30 μ.

Das *Ektoderm* des Magenstiels ist über weite Bezirke ein gleichmäßiges dünnes Epithel; über seine histologische Struktur kann ich leider in manchen Fragen gar keine oder nur ungenügende Auskunft geben. Das auffälligste und wichtigste Merkmal ist die Bewimperung des ektodermalen Epithels, die sowohl am Magenstiel wie auch an den anderen Teilen des Tieres vorhanden ist und zur Fortbewegung dient. Überall stehen lange, schlagende Wimpern, allerdings nicht so dicht wie sie das Ektoderm der meisten Turbellarien zeigt, sondern lockerer, etwa wie die Ventralbewimperung vieler aberranter Gastrotrichen. Die Dicke des Ektoderms unterliegt in den einzelnen Körperregionen starken Schwankungen.

In der Umgebung des Mundes und dem untersten Teil des Magenstiels ist es bei *H. octopodides* am gestreckten Tier etwa 7—8 μ, bei *H. schulzei* 10—11 μ dick. In der Basis der Schicht liegen Nesselkapseln in allen Bildungsstadien und zwar Penetranten (bei *H. schulzei* in erster Linie Makropenetranten), so daß die Penetranten im unteren Teil des



Abb. 5. Längsschnitt durch *H. schulzei*. Im aboralen Teil verläuft der Schnitt etwas neben (vor) der Längsachse. Die Tentakel sind nur mit ihrem basalen Teil eingezeichnet. *Bt* Basis der hinteren Tentakel, *K* Kappe, *M* Mund, *Mg* Magenstiel, *Nb* Nesselkapselbildungsstätte am Magenstiel, *Nr* Nervenring, *Rw* Ringwulst, *S* Statozyste, *Tv Th* Tentakel des vorderen Kranzes, *Za* Entodermzelle vom Typus *a*, *Zc* Entodermzellen *c* (Zone *II*), *Ze* Entodermzelle *e*, *Zf* Entodermzelle *f*, *Zg* Entodermzelle *g*, *Zh* Entodermzelle *h*. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. × 260.

Magenstiels an dieser Stelle gebildet werden dürften. Oberhalb dieser Schicht wird das Ektoderm dünner, bei *H. octopodides* etwa 4—5 μ, bei *H. schulzei* etwa 5 μ dick. Hier finden sich keinerlei Nesselkapselbildungsstadien, die Zellen sind abgeflacht und selbst Mikropenetranten reichen einerseits nahe an die Basalmembran, anderseits ragt ihre Spitze

bisweilen etwas über die Fläche des übrigen Ektoderms hervor. Die dünne Ektodermzone nimmt etwa die untere Hälfte oder die unteren $^3/_5$ des Magenstiels ein mit Ausnahme der Mundzone. Weiter oben verdickt sich das Ektoderm wieder, besonders stark bei *H. schulzei*. Hier kann die Höhe des Ektoderms bis 35 μ betragen und das Entoderm beträchtlich einengen wie es Abb. 10 zeigt. Da die Ektodermverdickung nicht allseitig gleich ist (vgl. Abb. 10 und Abb. 5), liegt dann das Entoderm im Querschnitt mehr oder weniger exzentrisch. Auch hier enthält das Ektoderm zahlreiche Kerne und ist oft mit Bildungsstadien von Makropenetranten vollgepfropft. Hier liegt zweifellos der Hauptbildungsherd dieser Nesselkapseln. Bei *H. octopodides* ist diese Ektodermverdickung, wohl im Zusammenhang mit dem Fehlen der Makropenetranten viel geringer entwickelt, das Ektoderm mißt hier nur 8—10 μ in der Höhe. Übrigens ist auch bei *H. schulzei* diese Kapselbildungszone keineswegs stets stark entwickelt, vielmehr unterliegt sie starken individuellen Schwankungen (vgl. Abb. 5 und 10), wohl je nach dem Bedarf an Nesselkapseln. Da Makropenetranten an den Tentakeln nicht gebildet werden, müssen sie von dieser Bildungsstätte am Magenstiel nach den Tentakeln wandern, und nicht selten findet man in der Kappe wandernde Cnidoblasten mit Penetranten (Abb. 12, *Ma*, *Mi*).

Am Halsteil wird das Ektoderm wieder eine dünne (etwa 6 μ dicke) Schicht. An einer Stelle ist eine kleine ringförmige Verdickung, der Ringwulst (Abb. 5 *Rw*, 21 *R*) vorhanden. Das Hauptcharakteristikum der Halsektodermzellen ist die enorme Entwicklung der Muskelfibrillen, die im Querschnitt nahezu die halbe Zellhöhe einnehmen (Abb. 9 *M*, 11 *M*).

Die Kerne der Ektodermzellen fallen durch ihre eigentümlichen, oft langgestreckte oder bohnenförmige Form auf. Vielleicht handelt es sich hierbei lediglich um eine Fixationserscheinung, doch tritt sie bei allen Fixiergemischen gleichartig auf und ist nur bei den Ektodermkernen zu beobachten. Im Innern des Kerns sind oft fädige Strukturen erkennbar. Auf Abb. 15 *K* habe ich einen solchen bezeichnet. Abweichend gestaltete Zellkerne treten in den Bildungsstätten der Nesselkapseln zahlreich auf; sie sind größer, runder, schwächer färbbar und mit einem zentralen Nukleolus versehen. Sie gehören wohl den interstitiellen Zellen an, die demnach am Magenstiel auf die erwähnten Bildungszonen der Cniden beschränkt wären (Abb. 11 *C*, 15 *c*).

Von Sinneszellen habe ich vereinzelt geringe Andeutungen besonders an den Tentakeln gesehen, ohne aber volle Gewißheit über die Natur der betreffenden Zellen gewinnen zu können, Ganglienzellen habe ich nicht gefunden.

Das *Entoderm* des Magenstiels ist hoch differenziert und weist eine Reihe verschiedener Zelltypen auf, durch deren verschiedene Verteilung

dieses Entoderm in vier Hauptzonen zerlegt wird. Die erste Zone (I) umfaßt den an die weite Mundöffnung anschließenden Bezirk und zwar den unteren Teil des Rüssels. In ihm sind zwei Zelltypen vorhanden, die ich als *a* und *b* bezeichne. *a* ist eine hohe prismatische Zelle, die mit ganzer Zellbreite oder sogar sich etwas verbreiternd an das Magenlumen stößt (Abb. 6 *Za*, 21 *Za*); sie ist ganz erfüllt von kleinen stark färbbaren (besonders mit Hämatoxylin) Körnchen. Der Kern liegt im basalen Zelldrittel. Oben ist die Zelle mit einem Schopf langer Wimpern versehen, die beim lebenden Tier aus dem Mund heraus schlagen. Am lebenden Tier sind die Einschlüsse der Zelle als feine graue Granulationen erkennbar.

Zelltyp *b* ist von ähnlicher Form, unterscheidet sich aber von *a* durch seinen schwach färbbaren, homogenen etwas glasigen Inhalt (Abb. 6 *Zb*, 21 *Zb*). Die Bewimperung der Zelle *b* ist ferner viel geringer oder fehlt — was noch wahrscheinlicher ist — vollkommen. Jedenfalls ließen sich an den Schnittpräparaten auch bei sonst guter Erhaltung der entodermalen Bewimperung an diesen Zellen keinerlei Wimpern beobachten. Der Kern liegt stets basal und zwar in noch stärkerem Maße als bei Zelle *a*.



Abb. 6. *Halammohydra octopodides*. Querschnitt durch den Magenstiel in Höhe der Entodermzone *I*, links ist die Region I_1, rechts I_2 getroffen. *E* Ektoderm, *L* Lumen des Verdauungskanals, *Za* Entodermzelle des Typus *a*, *Zb* Entodermzellen des Typus *b*. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. × 700.

Innerhalb der Region I sind nun die beiden Zelltypen nicht gleichmäßig verteilt, woraus sich die Trennung in zwei Unterregionen I_1 und I_2 ergibt. I_1 schließt sich direkt an den Mund an und enthält sowohl Zelle *a* wie auch *b* etwa in gleicher Zahl oder mit geringem Überwiegen von *a*, I_2 liegt anschließend und enthält nur Zelle *b*; sie ist von sehr wechselnder Ausdehnung. Abb. 6 zeigt einen etwas schräg geführten Schnitt an der Grenze von I_1 und I_2, links ist noch I_1 mit beiden Zelltypen getroffen, rechts I_2 allein mit Zelle *b*.

Die zweite Zone (II) ist gleichfalls nur von beschränkter Ausdehnung, sie ist am lebenden Tier durch ihre hellere Tönung kenntlich. Auch in ihr finden sich zwei Zelltypen (*c* und *d*). Zelle *c* ist dabei weitaus am häufigsten. Sie ist weniger hoch als die bisher genannten und fällt durch die reiche Vakuolisierung des Plasmas auf, die auch im Schnitt diese Region als ganz hell hervortreten läßt (Abb. 7 *Zc*, 21 *Zc*). Nur

der obere Teil zeigt reichlicheres Plasma. Dabei fehlen den Zellen jegliche Einschlüsse. Der Kern variiert in seiner Lage beträchtlich, er liegt im Durchschnitt etwa in der Mitte der Zelle. Die Bewimperung ist lang und klar erkennbar. Ganz vereinzelt liegen zwischen diesen Zellen eingekeilt die Zellen *d* (Abb. 7 *Zd*, 21 *Zd*). Dieser Zelltypus ähnelt in seiner Form durchaus der Zellart *a*, unterscheidet sich von ihr aber durch die geringere Körnelung seines Inhalts und durch seine Färbbarkeit (nicht mit Eisenhämatoxylin, stark mit Eosin). Abb. 7 zeigt einen Querschnitt durch diese Region. Außer den genannten Zellen fand ich auf einer Serie noch eine schmale reich mit größeren Körnchen versehene Zelle. Die Körner waren intensiv mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

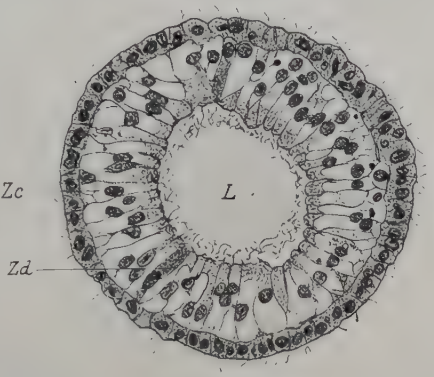


Abb. 7. *Halammohydra octopodides*. Querschnitt durch den Magenstiel in Höhe der Entodermzone *II*. *L* Lumen, *Zc* Entodermzellart *c*, *Zd* Entodermzellart *d*. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. ×700.

Die dritte Zone (III) ist die Hauptregion des Entoderms. Sie nimmt den ganzen übrigen Magenstiel mit Ausnahme des Halsteiles ein, also mehr als die Hälfte der Gesamtlänge. Auch hier findet man zwei Zelltypen, die für diese Region charakteristisch sind, die Zellen *e* und *f*. Zelltyp *e* ist zahlenmäßig weitaus überlegen und repräsentiert die normale Nährzelle der Hydrozoen (Abb. 8 *Ze*, 5 *Ze*, 21 *Ze*). Ihr unterer Teil ist reich vakuolisiert und enthält zahlreiche verschiedenartige Einschlüsse. Am lebenden Tiere sind die Einschlüsse gelbbraun, grünlich oder grau gefärbt oder stark lichtbrechend, die meisten von ihnen erscheinen auf den Präparaten nach Osmiumsäurefixierungen und Eisenhämatoxylinfärbung ganz schwarz und halten bei der Differenzierung die Farbe zäher fest als alle übrigen Teile; die lichtbrechenden größeren Kugeln bleiben ungefärbt und lichtbrechend. Bei *H. schulzei* überwiegen die braunen Einschlüsse so stark, daß der Magenstiel des lebenden Tieres intensiv gelbbraun gefärbt erscheint. Diese braunen Einschlüsse stammen wie bei so zahlreicher Tieren der Sandformation höchstwahrscheinlich aus der Diatomeennahrung, die *Halammohydra* unmittelbar oder mittelbar aufnimmt (vgl. S. 676). *H. octopodides* zeigt je nach der relativen Menge der einzelnen Einschlüsse diese Region hellgrau, hellgrün oder grünlichgelb gefärbt. Die Nährzellen sind höher und breiter als die Zellen der anderen Zonen, der Kern liegt oft in der Mitte der Zelle, zeigt aber eine starke Variabilität der Lage. Innerhalb der Zone III zeigen die Nährzellen noch einige regionalen Unterschiede. Oralwärts sind sie

niedriger und enthalten weniger Einschlüsse, in der Mitte sind sie hoch, in der aboralen Region wieder niedriger, besonders wenn hier das Entoderm durch Gonadenbildung oder starke Entwicklung des Nesselwulstes eingeengt wird. Daneben finden sich besonders in der oralen Region Nährzellen, die dicht gehäuft kleinere Einschlüsse in ihrem oberen Teil tragen.

Zelltyp *f* (Abb. 8 *Zf*, 5 *Zf*, 21 *Zf*) entspricht gleichfalls einem bei Hydrozoen weit verbreiteten Zelltyp: den Drüsenzellen. So bildet LUTHER 1923 diese serösen Drüsen bei *Protohydra leuckarti* GREEFF in einer Form ab, die mit der der entsprechenden Zellen von *Halammohydra* weitgehend übereinstimmt. Sie sitzen mit schmalem Stiel der Stütz-

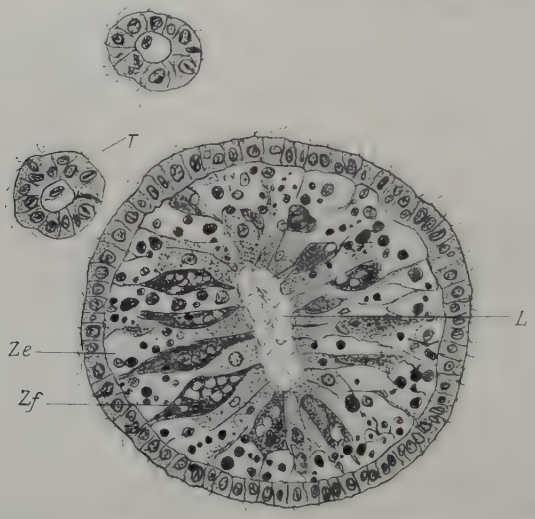


Abb. 8. *Halammohydra octopodides.* Querschnitt durch den Magenstiel in Höhe der Entodermzone *III*. *L* Lumen, *T* Tentakelquerschnitte, *Ze* Entodermzellart *e* (Nährzellen), *Zf* Entodermzellart *f* (Drüsenzelle). Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. × 700.

lamelle auf, erweitern sich in der Mitte stark bauchig und verschmälern sich nach oben wieder in wechselndem Maße, so daß sie nun mit einer kleinen Fläche an das Darmlumen grenzen (Abb. 8). Ihr Inneres ist vollgepfropft mit glasigen hellen, nur schwach färbbaren Einschlüssen (Sekretvakuolen), der übrige Zellinhalt färbt sich dagegen stärker mit Hämatoxylin. Der Kern liegt im erweiterten Mittelteil. Diese serösen Drüsenzellen stehen in der mittleren und aboralen Region der Zone III viel dichter als in der oralen. Durch diese verschiedene Verteilung der Drüsenzellen, die verschiedene Höhe der Nährzellen und den verschiedenen Reichtum ihrer Einschlüsse ergeben sich auf für Zone III Unterregionen, die aber im Gegensatz zu denen der Zone I nicht scharf getrennt sind.

Die letzte Region (Zone IV) nimmt den Halsteil ein und erstreckt sich noch ein Stück in die Kappe hinein. Das Lumen ist hier sehr eng, das Epithel niedrig. Hier ist nur eine einzige Zellart vorhanden (Zelle *g*). Sie ist breit niedrig, ohne Einschlüsse und mit einem großen schwach färbbaren Kern mit zentralem Nukleolus versehen. Es liegen nur 5—7 solcher Zellen in einem Querschnitt (Abb. 9 *Zg*, 12 *Zg*, 21 *Zg*). Wimpern waren an diesen Zellen nicht zu beobachten, doch ist die Beobachtung etwaiger Wimpern durch das enge Lumen so erschwert, daß ein Fehlen der Wimpern nicht mit Bestimmtheit behauptet werden kann.

Über die Funktion der einzelnen Zelltypen läßt sich kaum etwas aussagen, nur das ist gewiß, daß die Zone III die Hauptzone oder alleinige



Abb. 9. *Halammohydra octopodides*. Querschnitt in Höhe des Halsteils des Magenstiels (Entodermzone *IV*). *C* Kern eines Cnidoblasten, *E* Entoderm des Tentakels, *H* Halsteil des Magenstiels, *M* Muskelschicht, *S* Statozysten, *T* Querschnitte durch Tentakel des hinteren Kranzes, *Zg* Entodermzellart *g*. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. × 700.

Zone der Resorption ist, wie aus den Einschlüssen, besonders den braunen, hervorgeht. Oberhalb dieser Region, in Zone IV und darüber findet keine Resorption mehr statt; dafür ist das Lumen hier viel zu eng und die Zellen entbehren jeglicher Einschlüsse. Mithin spielt sich bei *Halammohydra* der Verdauungsvorgang allein im Magenstiel ab. Schwierig ist es auch, die hier beschriebenen Zelltypen und Regionen des Entoderms mit solchen anderer Hydrozoen zu homologisieren, obwohl Regionenbildung, besonders eine histologische Sonderstellung der Mundregion, nicht selten ist. Für die Nährzellen (*e*) und serösen Drüsenzellen (*f*) allerdings ist, wie schon erwähnt, die Homologie klar, die Zelle *a* läßt sich am besten mit den „Drüsenzellen des Präarchenteron", wie sie Gelei 1924 bei *Hydra* beschreibt und abbildet, vergleichen; auch

die „Eingangszellen" am oralen Entoderm von *Haleremita* (Joseph 1925) scheinen ihnen zu entsprechen. Das „Drüsenepithel" bei *Haleremita* ähnelt der Zellart *b* usw.

Das Entoderm springt bei *Halammohydra* in Wülsten in das Lumen vor, die aber unregelmäßig gelagert und individuell verschieden sind. Konstant sind dagegen bestimmte Höhendifferenzen des Entoderms in den einzelnen Regionen. Zur Veranschaulichung mögen einige Maße dienen: Höhe des Entoderms 1. bei einem gestreckten Tier von *Halammohydra octopodides*. Region I: 15 μ; Region II: 10 μ, Region III: bis 30 μ;



Abb. 10. *Halammohydra schulzei*. Querschnitt durch den Magenstiel in Höhe der Nesselkapselbildungsstätte. Individuum mit starker Entwicklung der Nesselkapselbildungszone. *B* Bildungsstadien von Makropenetranten, *C* Kerne von Cnidoblasten, *E* Entoderm (Zone *III* mit Zellart *e* und *f*), *G* Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm, *L* Lumen, *M* Makropenetranten, *Mi* Mikropenetranten. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox. Vergr. × 780.

2. bei einem etwas kontrahierten Tier von *H. schulzei*: I 25 μ; II: 19 μ; III: bis 53 μ; IV. 12 μ. Am niedrigsten ist stets das Halsentoderm (IV), es folgt stets Region II, die maximale Höhe liegt stets in Region III.

Muskulatur des Magenstiels. In der Basis der Ektodermzellen liegen bei *Halammohydra* Längsmuskelfasern in der für Hydrozoen typischen Weise. Die Stärke der Muskulatur ist aber in den einzelnen Regionen des Magenstiels sehr verschieden; in den oralen und mittleren Regionen ist sie sehr schwach entwickelt, aboralwärts nimmt sie ständig zu, und am Halsteil bildet sie eine mächtig entwickelte Schicht (Abb. 9). Eine entodermale Ringmuskulatur habe ich vergeblich gesucht. Obwohl ich einige Serien besitze, auf denen die Muskelfasern scharf und deutlich hervortreten, sowohl auf Quer- wie auf Längsschnitten, habe ich nirgends

die geringste Andeutung von Ringmuskeln gefunden, so daß ich ihr Fehlen bei *Halammohydra* annehmen muß.

Kappe. Die Kappe bildet eine knopfförmige Verdickung am aboralen Teil des Tieres. Der Übergang vom Halsteil des Magenstiels zur Kappe ist am gestreckten Tier so plötzlich, daß die oral gerichteten Wände der Kappe nahezu quer zur Längsachse gestellt sind. Nach oben (aboral) wölbt sich die Kappe allmählich und bildet am aboralen Pol einen stumpfen Buckel. An der Kappe inserieren Tentakel und Statozysten,

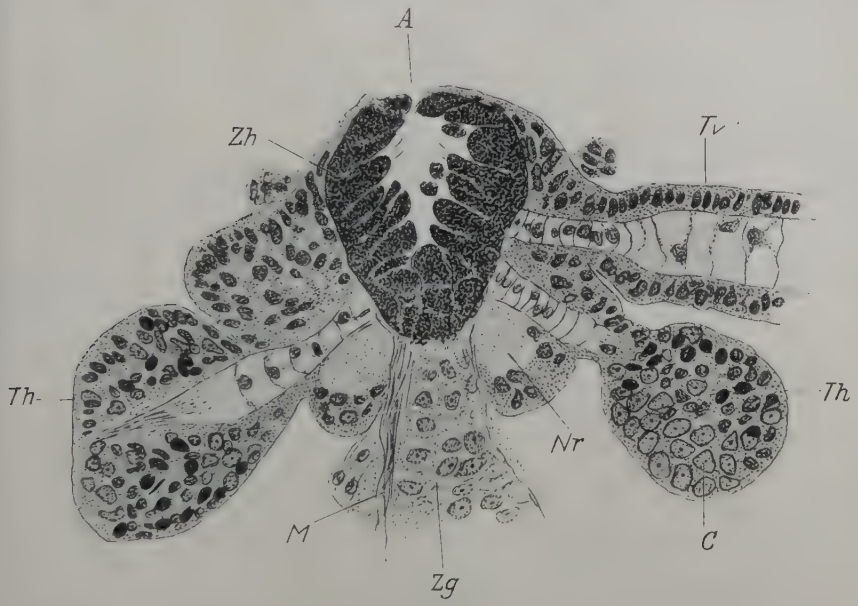


Abb. 11. *Halammohydra schulzei.* Längsschnitt durch die Kappe. Nur im oberen Teil verläuft der Schnitt in der Längsachse, unten etwas neben derselben. *A* Aboralporus, *C* Cnidoblastenkerne, *M* Muskelschicht des Halsteiles, *Nr* Nervenring, *Th* verdickte Basis (Nesselkapselbildungsstätte) der hinteren Tentakel, *Tv* Basis eines vorderen Tentakels, *Zg* Entodermzellart *g* (Zone *IV*), *Zh* Entodermzellart *h* (Zone *V*). Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin.

in ihr liegt der Nervenring und die Fortsetzung des Entoderms des Magenstiels.

Das Ektoderm der Kappe ist mächtig entwickelt und bildet eine Lage, in der die Kerne zahlreich und dicht übereinander liegen. Das gilt besonders von den Seitenteilen der Kappe (vgl. Abb. 11 und 14). Am aboralen Teil ist das Bild etwas anders; hier wird das Kappenektoderm allmählich dünner, es enthält bald nur eine Lage abgeplatteter und der Stützlamelle dicht anliegender Kerne und ist schließlich in der Umgebung des aboralen Pols eine dünne kernarme Schicht (Abb. 11). Die Kerne zeigen genau denselben Bau wie die Ektodermkerne des Magenstiels; auch hier dieselben bald kurzen, bald langgestreckten

Kerne mit etwas fädigen Strukturen im Innern (Abb. 14). Cnidoblasten sind nur ganz vereinzelt anzutreffen, sie befinden sich offenbar ebenso wie die Mehrzahl der in der Kappe liegenden Nesselkapseln auf der Durchwanderung. Die Kappe ist gleichfalls bewimpert, besonders dicht am aboralen Teil.

Das Entoderm des Magenstiels setzt sich direkt in das der Kappe fort und zwar mit der Zone IV, deren Zellen in wechselndem Maße das orale Entoderm der Kappe bilden. Die Region IV reicht bald bis zur Insertion des zweiten Tentakelkranzes, bald bis zur Insertion des ersten Kranzes. Aboralwärts auf diese Region IV folgt noch eine weitere scharf abgegrenzte Entodermregion mit höheren Zellen und erweitertem Lumen, das am aboralen Pol durch einen *Aboralporus* ausmündet. Die Zellen dieser Zone V sind von wechselnder Höhe je nach der Lage in der Zone (höher in der Mitte, niedriger in den Grenzgebieten) und je nach dem Kontraktionszustand des Tieres. Sie sind ganz vollgepfropft mit kleinen körnigen Einschlüssen, die sich mit Eisenhämatoxylin so stark färben, daß diese Zone auf den Schnitten als schwarzer Fleck erscheint (Abb. 5 *Zh*, 11 *Zh*). Auch Eosin nehmen die Körner an, am lebenden Tier sind sie grau. Der Kern dieser Zellen (*h*) ist sehr groß und liegt basal (Abb. 14 *Zh*), die Zellen sind lang bewimpert, *die Wimpern sind aboralwärts gerichtet und schlagen durch den Aboralporus nach außen.* Der Aboralporus und die Zone V gehören zu den merkwürdigsten Bildungen von *Halammohydra*, am ehesten ließen sie sich mit dem Exkretionsporus und dem Exkretionsgewebe mancher Medusen vergleichen, d. h. mehr funktionell als morphologisch. Morphologisch entspricht Zone V dem Zentralmagen der Hydrozoen, funktionell aber kaum, denn irgendeine Verdauungstätigkeit erscheint hier kaum möglich, ist doch diese Region von der Hauptregion des Magens durch die Zone IV geschieden, deren Lumen im Halsteil auf wenige μ eingeengt ist und die keinerlei Spuren einer resorptorischen oder sekretorischen Tätigkeit aufweist.

Weiter befinden sich noch in der Kappe die Fortsetzungen des Tentakelentoderms. Darüber siehe S. 663.

Nervenring. Vom Nervensystem habe ich nur einen stark entwickelten Nervenring gefunden (Abb. 5 *Nr*, 11 *Nr*, 13 *Nr*, 21 *Nr*). Er liegt dicht unterhalb des Ursprungs des zweiten Tentakelkranz dem Entoderm der Zone IV dicht an, nur hinten schieben sich einige Ektodermkerne etwas zwischen Nervenring und Entoderm (Abb. 11, 13 *k*). Die Breite des Nervenrings beträgt 10 μ. Er besteht nur als zirkulär verlaufende Fasern, keinerlei Kerne liegen in ihm. Die angrenzenden Zellen müssen zum Teil als Ganglienzellen aufgefaßt werden, obwohl ihre Kerne sich nicht von den gewöhnlichen Ektodermkernen unterscheiden. In dem Vorhandensein nur *eines* Nervenrings steht *Halammohydra* nicht ganz isoliert,

Linko fand bei *Catablema* gleichfalls nur einen Nervenring und auch bei *Lizzia* vermißte Hertwig den unteren Nervenring. Welchem der beiden Nervenringe der eine von *Halammohydra* entspricht, ist schwer zu entscheiden. Die offenbare Versorgung der Tentakel und der Verlauf des von den Statozysten kommenden Stranges unter (oral) dem Nervenring sprechen jedoch für seine Homologie mit dem oberen exumbrellaren Nerv der Medusen. Die Möglichkeit, daß er dem exumbrellaren + subumbrellaren Nerv entspricht, läßt sich jedoch kaum ausschalten.

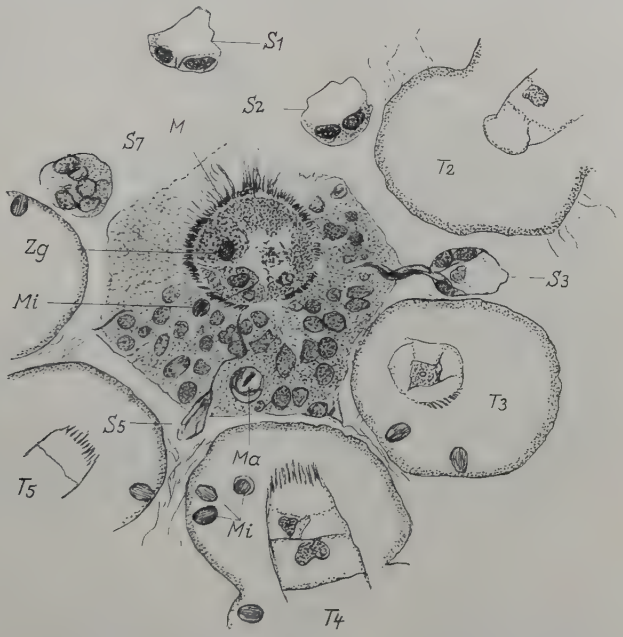


Abb. 12. *Halammohydra schulzei.* Querschnitt durch die orale Region der Kappe. Der Schnitt verläuft unten etwas höher als oben. An den Tentakeln sind die Zellkerne nicht eingezeichnet. *M* Muskelschicht, *Ma* Makropenetrante, *Mi* Mikropenetrante, S_1, S_2, S_3, S_5, S_7 Statozysten, bei S_3 der Stiel und seine Fortsetzung in die Kappe, bei S_5 der obere breite Teil und der feine bis zum Entoderm reichende Faden des Stiels zu erkennen, T_2, T_3, T_4, T_5 Tentakel des hinteren Kranzes, *Zg* Entodermzellart g (Zone *IV*). Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox. Vergr. × 900.

Muskulatur der Kappe. Die Muskulatur des Magenstielhalses setzt sich in ähnlicher Stärke in die Kappe fort, zieht hier zwischen Nervenring und Entoderm der Zone IV hindurch, und teilt sich dann (Abb. 13 *M*) in eine äußere und eine innere Lage, von denen die erste zum zweiten, die letzte zum ersten Tentakelkranz zieht.

Tentakel. Die Tentakel sitzen, wie erwähnt, in zwei Kränzen, einem aboralen (vorderen) und einem oralen (hinteren) der Kappe an. Die Zahl der Tentakel ist in der Regel in beiden Kränzen gleich und ihre Stellung direkt über bzw. hintereinander, nicht alternierend. Ausnahmen kommen während der Wachstumsperiode vor, dadurch, daß

bisweilen die Tentakelvermehrung in einem Kranze und zwar dem hinteren, schneller vor sich geht als im vorderen. Dann steht ein Tentakel des hinteren Kranzes alternierend zu zweien des vorderen Kranzes; aber bald wird durch das Sprossen des entsprechenden vorderen Tentakels die Störung wieder ausgeglichen. In keinem Wachstumsstadium beobachtete ich eine Differenz von mehr als einem Tentakel zwischen den beiden Kränzen.

Die Zahl der Tentakel verändert sich, wie aus den eben gemachten Angaben hervorgeht, während des Wachstums; doch besteht eine

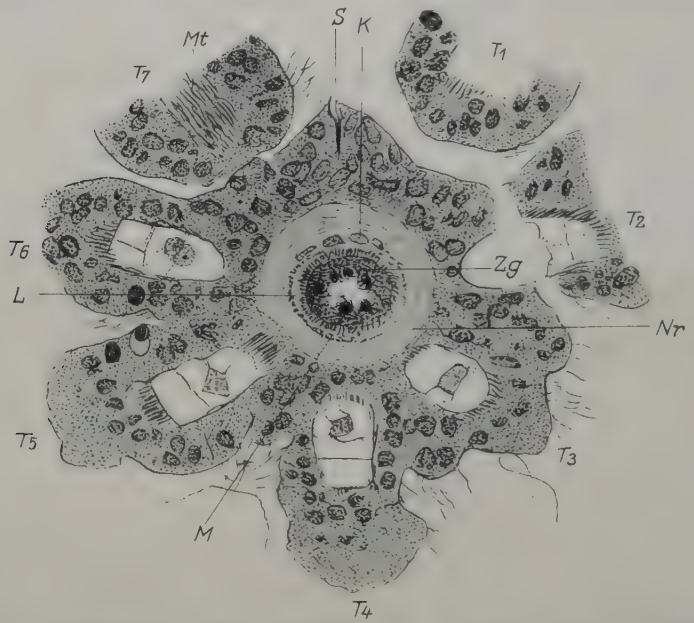


Abb. 13. *Halammohydra schulzei.* Querschnitt durch die Kappe in Höhe des Nervenrings. *K* Kerne, die oral zwischen Nervenring und Entoderm liegen. *L* Lumen des Entodermkanals, *M* Muskelschicht der Kappe, *Mt* Muskelschicht eines Tentakels, *Nr* Nervenring, *S* Statozystenstiel, T_1—T_7 Basalteile der Tentakel des hinteren Kranzes, *Zg* Entodermzellart *g* (Zone *IV*). Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox. Vergr. × 780.

Maximalzahl, die für die beiden Arten ganz verschieden ist. Bei *H. octopodides* betrug die Tentakelzahl an geschlechtsreifen Tieren in der Regel 12, in einem Falle 13, in anderen waren schon die Gonaden an Tieren mit 10 Tentakeln zu erkennen. Über 13 lag keine Zahl, so daß sich als normale Zahl des ausgewachsenen Tieres 12, als eventuelle Maximalzahl 14 ergibt. Ganz anders *H. schulzei.* Hier betrug die niedrigste Zahl an Tieren ohne eine Spur von Gonaden bereits 14, andere trugen 18 Tentakel, mehrere 24 Tentakel. Demnach liegt sowohl Normal- wie Maximalzahl der Tentakel ausgewachsener Tiere bei dieser Art etwa doppelt so hoch wie bei *H. octopodides.*

Die kleinsten Tiere von *H. octopodides* trugen nur 7 Tentakel, 3 vordere und 4 hintere. Die Tentakelvermehrung ist eine ganz allmähliche, sukzessive Sprossung.

Die Länge der Tentakel in ausgestrecktem Zustand ist beträchtlich wie das Habitusbild Abb. 1 zeigt. *H. octopodides* zeigte bei einer Rumpflänge von 300 μ folgende Tentakellängen: vorderer Kranz 700 μ, 690 μ, 700 μ, 710 μ, 715 μ; hinterer Kranz 350 μ, 680 μ, 1150 μ, 385 μ, 420 μ.

Aus diesen Maßen, die sich in ähnlicher Abstufung bei anderen Tieren wiederholen, geht hervor, daß die Tentakel des vorderen Kranzes etwa gleichlang sind (natürlich machen gerade hervorwachsende Tentakel hiervon eine Ausnahme), die des hinteren aber nie. Ein Tentakel des

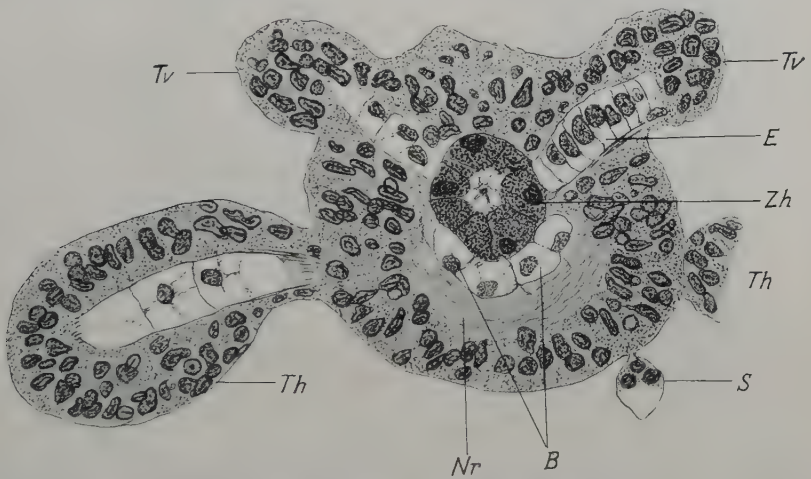


Abb. 14. *Halammohydra octopodides.* Schräger Schnitt durch die Kappe. *B* die an das zentrale Entoderm anschließenden Zellen der Entodermzellreihe einiger hinterer Tentakel, *E* Entodermzellreihe an der Basis eines vorderen Tentakels, *Nr* Nervenring, *S* Statozyste, *Th* hintere Tentakel, *Tv* vordere Tentakel, *Zh* Entodermzellart *h* (Zone *V*). Fols Gemisch, Hämalaun-Eosin.

hinteren Kranzes fällt stets, auch bei den kleinsten Tieren durch seine Länge auf; er schleppt hinten weit nach. Auch die übrigen hinteren Tentakel zeigen noch beträchtliche Längendifferenzen.

Die Form der Tentakel ist lang-schlauchförmig, ohne Köpfchenbildung am oberen Ende; der apikale Teil zeigt selbst im völlig gestreckten Zustand eine schwache, nicht vollkommen regelmäßige Ringwulstbildung, die in Beziehung steht zu der gleichen Anordnung der Penetranten in dieser Region. Auffallende Unterschiede zeigen die Tentakel beider Kränze im Verhalten ihrer basalen Region. Die vorderen Tentakel zeigen hier nur eine geringe Verengerung an der Insertionsstelle, die hinteren aber eine Verdickung ihrer ganzen basalen Region. Diese geht bei *H. octopodides* am gestreckten Tentakel ganz allmählich in die dünnere apikale Region über (Abb. 15),

bei *H. schulzei* springt aber an der Basis bulbusartig eine sehr stark verdickte Zone vor (vgl. Abb. 5, 11, 21). Wie schon aus dem Bau ähnlicher basaler Verdickungen bei vielen Medusen (Anthomedusen) sich vermuten läßt, handelt es sich hierbei um rein ektodermale Bildungen, die der Nesselkapselproduktion dienen. In der Tat finden sich in dieser Region Bildungsstadien von Mikropenetranten und Glutinanten in großer Fülle, daneben zahlreiche Kerne, unter denen wieder die größeren, schwach gefärbten mit zentralem Nukleolus versehenen Kerne der interstitiellen Zellen bzw. Cnidoblasten auffallen. Bisweilen liegen diese

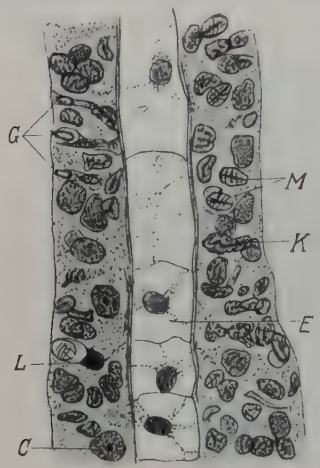


Abb. 15. *Halammohydra octopodides*. Längsschnitt durch die Basis eines gestreckten hinteren Tentakels. *C* Kern eines Cnidoblasten, *E* entodermale Zellreihe, *G* Glutinanten, *K* Ektodermkern von länglicher Form und innerer Fadenstruktur (häufige Form), *L* aufgewundenes Lasso an einer Mikropenetrante, *M* Mikropenetranten. Fols Gemisch. Hämalaun-Eosin.



Abb. 16. *Halammohydra octopodides*. Längsschnitt durch einen kontrahierten vorderen Tentakel; in der Mitte die Muskelschicht angeschnitten. *E* entodermale Zellreihe, *M* Muskeln, *N* explodierte Mikropenetrante. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. × 1000.

in dichter Lage nebeneinander, wie es Abb. 11 bei *c* zeigt (vgl. auch Abb. 5, 21). Bei *H. schulzei* scheint die Nesselkapselbildung nicht auf den basalen Knopf der zweiten Tentakel beschränkt zu sein, sondern sich auch noch auf die anschließenden gleichfalls dicken Partien der hinteren Tentakel zu erstrecken. Das übrige Tentakelektoderm, also das der vorderen Tentakel und die mittleren und oberen Regionen der hinteren, bildet ein einfaches Epithel, in dem ich keinerlei interstitielle Zellen nachweisen konnte. Ebenso wie das übrige Ektoderm ist das der Tentakel mit langen Wimpern bedeckt, die der Lokomotion dienen.

Die Tentakel sind solide, ihr Entoderm besteht aus einer Reihe Stützzellen von dem bei Hydrozoen weit verbreiteten Bau. Diese Stützzellen sind in den mittleren und oberen Regionen lang, groß, ver-

ringern aber am basalen Teil ziemlich plötzlich ihre Dimensionen, und zwar nicht nur die Höhe, sondern auch die Breite (Abb. 11, 14, 21). Eine Reihe solcher kleiner Entodermzellen mit großem Kern und noch reichlichem Plasma zieht nun durch die Kappe und erlangt Anschluß an das übrige Entoderm. Dabei berühren sich hier am Ursprungsort die Entodermreihen der vorderen und hinteren Tentakel und die nebeneinander stehender Tentakel. Sie umschließen mit einer einheitlichen Lage das Entoderm des Kappenkanals (Abb. 14 *B*). An der Umgrenzung des entodermalen Hohlraums der Kappe beteiligen sich dabei die Tentakelentodermzellen in keiner Weise. Bisweilen bemerkt man sogar, daß ein Tentakel mit seinem Entoderm keinen Anschluß an das zentrale Entoderm erlangt, weil ihm die benachbarten Tentakel keinen Raum hierfür lassen. Offenbar handelt es sich dabei um einen jüngeren Tentakel, der später noch den Anschluß erlangen wird. Derartige Fälle lassen vermuten, daß die Bildung neuer Tentakel nicht vom zentralen Entoderm ausgeht, das ja an dieser Stelle auch einen ganz spezialisierten Charakter trägt (Zelltyp *h*), sondern daß der erste Prozeß in einer Abspaltung von einer oder mehreren basalen Entodermzellen eines Nachbartentakels besteht. Genauere Beobachtungen über derartige Stadien fehlen mir jedoch.

Wie am Körper so ist auch an den Tentakeln von einer Ringmuskulatur keine Spur vorhanden, die ektodermale Längsmuskulatur aber ist stark und eigenartig entwickelt. Die Muskeln sind hier nicht langgestreckte einheitliche Fasern wie etwa in der Halsregion des Magenstiels, sondern kurze zum Teil sich gabelnde und anscheinend oder tatsächlich anastomosierende Gebilde, die bei Kontraktion eine stark verdickte, mittlere Partie aufweisen, wie sie ja auch an Muskeln anderer Hydrozoen beobachtet wurde (Luther 1923). Abb. 16 gibt ein Bild von diesem Bau der Tentakelmuskulatur. Die „Dicke" dieser Muskelbäuche beträgt bis $1^3/_4\,\mu$.

Statozysten. Der Bau der Statozysten gehört zu den wichtigsten Punkten in der Organisation; hängt doch von seiner Beantwortung allein die Zuteilung von *Halammohydra* zu den Leptomedusen oder Trachy- bzw. Narkomedusen ab. Leider steht einer klaren Erkenntnis des Baues die geringe Größe der Statozysten (8—9 μ Länge und Breite bei *H. octopodides*, 10 μ bei *H. schulzei*) unangenehm im Wege. Bei Lebendbeobachtung und auf Totalpräparaten erscheint die Statozyste als ein rundliches Bläschen, das mit einem kurzen schmalen Stiel der Kappe ansitzt. Sie ist von einer feinen Membran umspannt und mit einigen feinen Borsten besetzt. In den Bläschen liegt apikal der runde, stark lichtbrechende und an seiner Oberfläche schwach skulpturierte Statolith. Er nimmt einen großen Teil des Hohlraums ein. Die basale Hälfte der Blase wird innen von einem einfachen zelligen Belag ein-

genommen, der 9—10 Kerne trägt, am apikalen Teil besteht die Wand lediglich aus einer dünnen kernlosen Wand. Die ganze Statozyste sitzt frei der Kappe an, ohne in irgendeine Höhlung eingeschlossen zu sein und auch ohne basales Polster.

Nach dem oben geschilderten Bau könnte man geneigt sein, die ganze Statozyste samt dem Statolith für ein Produkt des Ektoderm zu erklären, um so mehr, als zwischen der Basis der Statozyste und dem Entoderm die lange kernreiche Ektodermschicht der Kappe liegt. Schnittserien zeigen besonders nach Eisenhämatoxylinfärbung noch einige feinere Einzelheiten, die aber eine solche Deutung kaum annehmbar erscheinen lassen. Es zeigt sich nämlich, daß der Statolith von der basalen Zellschicht durch eine feine Membran getrennt ist, die dann in den Stiel hineinzieht (Abb. 12 bei *S* 3) und weiterhin läßt sich vom Stiel ein zum Teil von stark gefärbten Fasern begleiteter feiner Strang durch die ganze Kappe hindurch dicht unter dem Nervenring bis zum Entoderm hin verfolgen, wie es Abb. 12 bei *S* 5 zeigt.

Der Strang ist in seinem Verlauf nicht ganz gleichartig gestaltet, in seinem größeren basalen Teil enthält er kein Lumen und keinen Kern, im apikalen Teil kurz vor dem Rand der Kappe verbreitert er sich aber beträchtlich, so daß die ihn begleitenden Fibrillen klar hervortreten (Abb. 12 *S* 5, 17 D). Kurz vor der Einmündung in die Statozyste wird er wieder schmäler. Innerhalb dieser verbreiterten Zone sind nun auf einigen Schnitten Andeutungen eines basal gelegenen Zellkerns zu erkennen — volle Sicherheit konnte ich über sein Vorhandensein jedoch nicht erlangen. Dieser Kern wäre, da er durch die Stützlamelle von dem umgebenden Ektodermkernen getrennt ist, als entodermal anzusprechen. Ein weiterer, offenbar entodermaler Kern liegt in der Statozyste selbst. Unterhalb des Statolithen findet sich auf manchen — nicht auf allen — Schnittbildern ein Kern, der von den übrigen Kernen der Statozystenwandung durch die vorhin erwähnte feine Membran getrennt ist. Es bestände ja immer noch die Möglichkeit, daß durch irgendeine Faltung der Statozystenwandung ein echter Wandungskern in diese Lage hineingedrängt wäre und so einen entodermalen Kern vortäuschte. Dafür ist aber ein derartiger Kern zu häufig vorhanden und zudem unterscheidet er sich durch seine Struktur etwas von den Wandungskernen. Während diese die typische Struktur der normalen Ektodermkerne zeigen, erscheint dieser Kern blasser und dem der Zellen *g* der Entodermregion IV ähnlich. Daß der Kern auf manchen Schnitten nicht auffindbar ist, mag in irgendwelchen Fehlern des Schnittes oder in einem nur zeitweiligen Vorhandensein, etwa nur während der Statolithenbildung, seine Ursache haben.

Nunmehr ergibt sich für den Bau der Statozyste das in Abb. 17 D schematisch dargestellte Bild und dieses ist weit entfernt von den Typen

der rein ektodermalen Statozysten, wie sie die Leptomedusen zeigen. Unvergleichlich viel besser schließt sich die Statozyste von *Halammohydra* jedoch den „Lithostylen" (A. Kühn 1914) der Trachymedusen und Narkomedusen an.

Wie durch die grundlegenden Untersuchungen von R. und O. Hertwig klargestellt wurde, und durch die Arbeiten Josephs (1919, 1925) weiter ausgeführt wurde, sind diese Lithostyle als umgewandelte Tentakel aufzufassen, deren Entodermzellen die Statolithenbildung übernehmen. Nun lassen sich aber bei den verschiedenen Gattungen die mannigfachsten Rückbildungs- oder besser Verminderungsstadien des Entoderms nachweisen, und zwar sowohl im Lithostyl selbst, als auch in dem das Lithostylentoderm mit dem übrigen Körperentoderm verbindenden Ento-

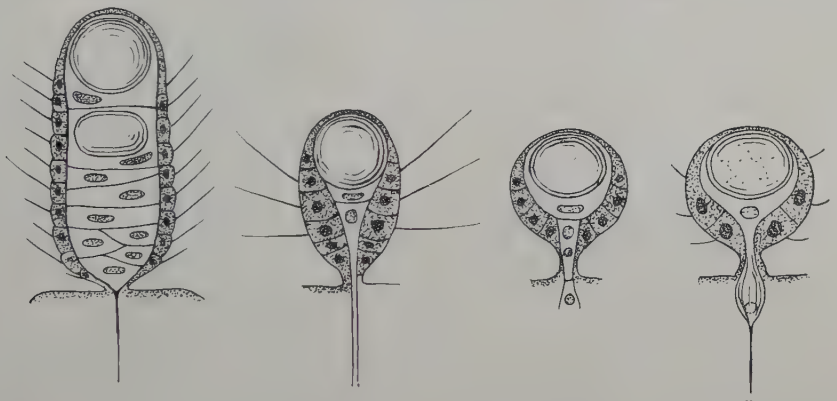


Abb. 17. Lithostyle einiger *Trachylina* (A—C) zum Vergleich mit dem von *Halammohydra* (D) zur Darstellung der Verminderung des Lithostylentoderms. Schematisiert. A *Cunina lativentris* nach Hertwig aus Kühn 1914. B *Rhopalonema velatum* nach Hertwig aus Kühn 1914. C *Gonionemus vindobonensis* nach Joseph 1925. D *Halammohydra*. Das Ektoderm ist punktiert.

dermstrang (Abb. 17). Der letztgenannte Strang ist nur noch selten erhalten (*Gonionemus* nach Joseph 1925). In der Regel wird die Verbindung zwischen Lithostyl- und Körperentoderm nur durch einen kernlosen, aus der Stützlamelle gebildeten Faden hergestellt (z. B. *Cunina lativentris*) und dieses Verhalten stimmt durchaus mit den Befunden an *Halammohydra* überein, nur daß hier noch kurz vor der Statozyste eine entodermale Zelle im Strang erhalten zu sein scheint.

Das Lithostylentoderm besteht bei *Cunina lativentris* (Abb. 17 A) noch aus etwa zehn Zellen, bei der Mehrzahl der Formen (*Aglaura hemistoma*, *Rhopalonema velatum* (Abb. 17 B), *Solmissus albescens*) sind aber nur 2—3 Entodermzellen vorhanden, bei *Carmarina hastata* Haeck. und *Glossocodon mucronatum* Haeck. 2, bei *Gonionemus vindobonensis* (Abb. 17 C) nach Joseph 1925 gleichfalls 2, von denen die eine aber schon mehr im Stiel liegt, und hier würde sich als weiteres Rück-

bildungsstadium *Halammohydra* gut anschließen, bei der nur eine Entodermzelle für die Statolithenbildung vorhanden ist.

Gleichzeitig mit der Verminderung des Lithostylentoderms tritt eine Verminderung der Statolithenzahl auf, die ja schon bei der Mehrzahl der Gattungen nur 1 beträgt. Dieser Statolith ist natürlich als Derivat des Entoderms von der Ektodermschicht umhüllt. Bei einigen Formen (*Rhopalonema*, *Cunina lativentris*, *Gonionemus vindobonensis* u. a.) drängt sich aber der Statolith so dicht an die Oberfläche des oberen Teils, daß hier das Ektoderm zu einer dünnen kernarmen Zone reduziert wird, während es am basalen Teil der Statozyste eine hohe kernreiche Schicht bildet und dieses Verhalten erinnert durchaus an die Verteilung der Ektodermzellen an der basalen Hälfte der Statozyste von *Halammohydra*.

In vielen Beziehungen reiht sich also die Statozyste von *Halammohydra* den Lithostylen der Trachymedusen und Narkomedusen eng an, so daß die Zugehörigkeit zu diesem Statozystentypus kaum zweifelhaft erscheint.

Weiteres Material hierfür bietet auch die Verteilung der Statozysten. Sie schließen sich gewissermaßen als dritter Tentakelkranz den beiden anderen Tentakelkränzen an. Die Statozystenzahl ist durchaus die gleiche wie die der hinteren Tentakel, und während des Wachstums geht die Vermehrung der Statozysten durchaus der der hinteren Tentakel parallel. Nur zwei Ausnahmefälle beobachtete ich. An einem jungen Tier fehlte eine Statozyste zwischen zwei hinteren Tentakeln, in einem anderen lagen zwei dicht nebeneinander. Hier handelt es sich aber offenbar um Vorauseilen oder Verzögerung des Wachstums einer Statozyste oder eines Tentakels in einem Segment. An erwachsenen Tieren war die Übereinstimmung zwischen Statozystenzahl und Zahl der hinteren Tentakel vollkommen. Es sind also bei *H. octopodides* bis 6, bei *H. schulzei* bis 12 Statozysten vorhanden. Die Statozysten stehen alternierend zu den Tentakeln und sitzen etwas oralwärts von ihnen der Kappe außen an.

Sinneshaare sind, wie erwähnt, als feine schwer wahrnehmbare Härchen an der Außenwand der Statozyste vorhanden. Ein Sinnespolster ist nicht vorhanden. An der Kappe und besonders an den Basen der hinteren Tentakel finden sich allerdings lange Wimpern. Da diese sich aber im übrigen nicht von den Körperwimpern unterscheiden, ist es zweifelhaft, ob sie in irgendeiner funktionellen Beziehung zur Statozyste stehen.

Gonaden. *Halammohydra* ist getrenntgeschlechtlich. Die Weibchen sind nach meinen Beobachtungen recht selten, mir sind nur zwei zu Gesicht gekommen. Die Männchen sind 7—8mal so häufig wie die Weibchen.

Die Gonaden liegen am Magenstiel und zwar in der oberen Hälfte des verbreiterten Teils oralwärts vom Halsteil. Es ist stets nur eine einzige Gonade vorhanden. Diese ragt nicht über die Körperoberfläche hervor, sondern ist so vollkommen in den Körper verlagert, daß die Gonadenbildung an der Umrißform des Magenstiels nichts ändert. Sie liegt hier zwischen Ektoderm und Entoderm. Die Muskellage des Ektoderms bleibt außen von der Gonade.

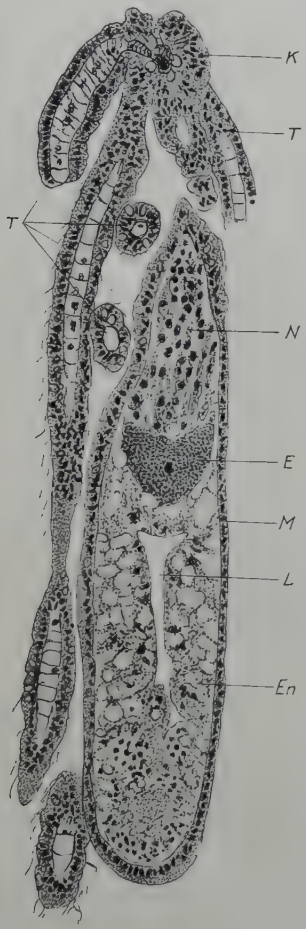


Abb. 18. *Halammohydra octopodides.* Längsschnitt durch ein geschlechtsreifes weibliches Tier. *E* Ei, *En* Entoderm des Magenstiels, *K* Kappe, *L* Lumen des Verdauungskanals, *M* Magenstiel, *N* Nährzellen des Ovars, *T* Tentakel. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. × 280.

Vom Ovar besitze ich nur eine einzige Schnittserie. Hier liegt ein einzelnes großes Ei in der oralen Region des Ovars (Abb. 18), an dieses schließen sich aboralwärts und innen zahlreiche kleine, als

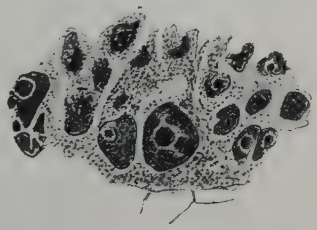


Abb. 19. *Halammohydra octopodides.* Teil des Ovars des in Abb. 17 dargestellten Tieres. Vergr. × 900.

Nährzellen aufzufassende Zellen an. In der Umgebung des Eies finden sich noch einige Zellen, die in ihrer Kernstruktur durchaus an Ovozyten erinnern und von ihnen findet sich ein ganz kontinuierlicher Übergang zu den Kernen der Nährzellen (Abb. 19). Ob in einem Ovar nur ein einziges Ei gebildet wird, oder ob nach Ablage des gereiften Eies aus den kleinen Ovozyten weitere gebildet werden, läßt sich nicht entscheiden.

Das Ei besitzt eine relativ beträchtliche Größe. Obwohl es in der erwähnten Schnittserie sich noch kaum um ein ausgereiftes Ei handelt, beträgt seine größte Breite doch schon 65 μ. Bei dem anderen Weibchen, das ich zur Lebendbeobachtung verwandte, war das Ei noch größer

und näherte sich schon mehr der ovoiden Form, während es auf dem jüngeren Stadium in Anpassung an die Raumverhältnisse mehr halbkugelförmig gestaltet ist.

Die Eier sind dotterreich.

Die Hoden (Abb. 20) stimmen in der Lage vollkommen mit den Ovarien überein, auch sie engen bei starker Entwicklung das Entoderm stark ein. An der Wandung des Hodens liegen unregelmäßig verteilt Zellen mit großen Kernen, offenbar die Spermatozyten (Abb. 20 *Sg*). Weiter innen kann man an verschiedenen Stellen Mitosen und größere stark gefärbte Kerne erkennen, die den Praespermatiden angehören dürften. Die Spermatiden sind durch kleine Kerne gekennzeichnet



Abb. 20. *Halammohydra octopodides*. Querschnitt durch den Magenstiel in Höhe der Hodenregion. *E* Entoderm, Zellart *e*, *L* Lumen des Verdauungskanals, *S* Spermien, *Sg* Spermatogonien, *St* Spermatiden. Subl. Osmiums. Eisen-Hämatox.-Eosin. Vergr. × 780.

(Abb. 20 *St*) und gehen in die Spermien über, an denen ich nur einen kleinen rundlich ovalen Vorderteil und den Schwanzfaden erkennen konnte. In Abb. 20 sind erst wenige Spermien ausgebildet (*S*), in späteren Stadien erfüllen sie weitgehend die Hodenhöhlung.

Über Befruchtung, Eiablage und Entwicklung habe ich keine Beobachtungen anstellen können; über das Wachstum der Tentakel und der Statozysten habe ich bereits berichtet (S. 659 und S. 666). Ich muß hier noch einiges über den Magenstiel nachtragen. Er ist an den jugendlichen Tieren nur plumper als an den erwachsenen, der Halsstiel ist bereits deutlich abgesetzt. Die Länge des Magenstiels beträgt an jugendlichen Tieren nur $^1/_4$—$^1/_5$ der Magenstiellänge der geschlechtsreifen Tiere. Die Gonadenbildung setzt bereits vor Erreichung der vollen Tentakelzahl ein; so trugen Tiere vom *Halammohydra octopodides* mit nur 10 Tentakeln bereits weitentwickelte Gonaden.

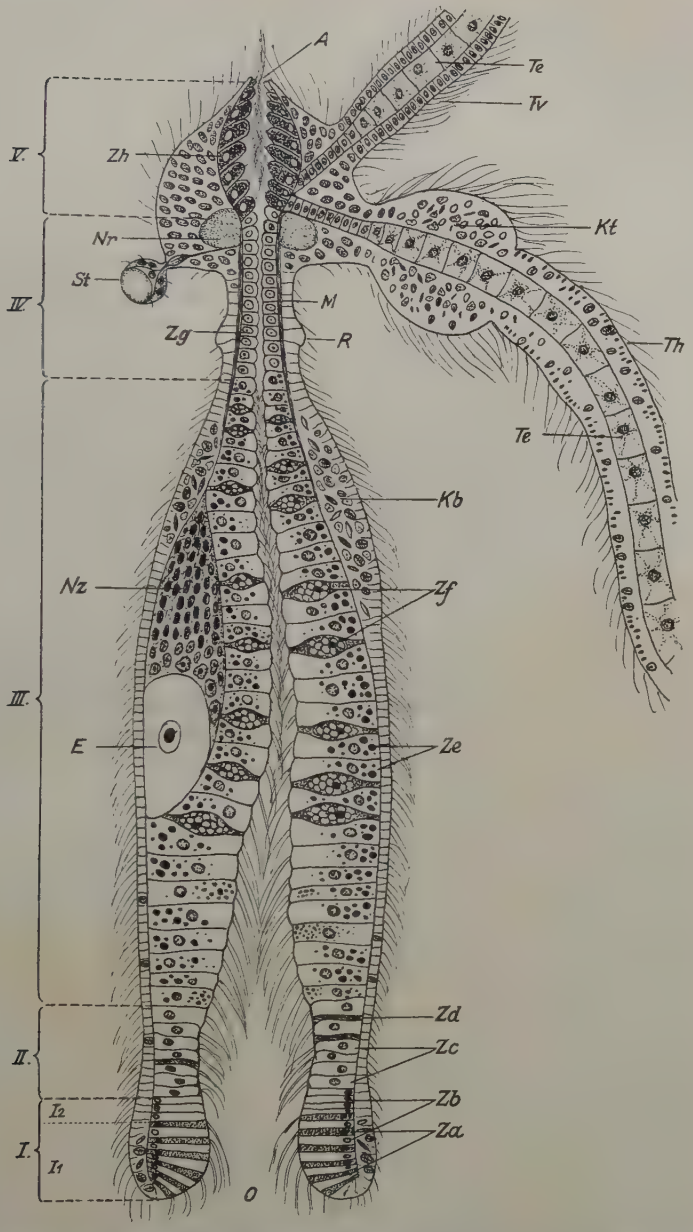


Abb. 21. *Halammohydra*. Schematischer Längsschnitt. *A* Aboralporus, *E* Ei, *Kb* Nesselkapselbildungsstätte am Magenstiel. *Kt* Nesselkapselbildungsstätte an der Basis der hinteren Tentakel. *M* Muskelschicht, *Nr* Nervenring, *Nz* Nährzellen des Ovars, *O* Mund, *R* Ringwulst, *St* Statozyste, *Te* Tentakelentoderm, *Th* hinterer Tentakel, *Tv* vorderer Tentakel, *Za—Zh* Entodermzellen *a—z*. Links sind die einzelnen Entodermzonen (*I—V*) bezeichnet. Die Ektodermkerne sind nur in der Kappe, der Statozyste und dem vorderen Tentakel eingezeichnet.

D. Systematische Stellung und System der Gattung Halammohydra.

Welche Stellung im System der Hydrozoen kommt dieser eigenartigen Gattung zu? Bevor diese Frage diskutiert werden kann, muß erst erörtert werden, ob es sich um einen Polyp oder um eine Meduse handelt. Eine erste Abwägung der Merkmale ergibt, daß *Halammohydra* Merkmale der Meduse mit solchen des Polypen vereint und daneben ein deutlich larvales Merkmal aufweist. Als solches muß die vollkommene Bewimperung des Körpers und die Lokomotion durch dieses Wimperkleid betrachtet werden. Als Polypenmerkmale sind der Mangel einer Umbrella, der Mangel eines Ringkanals, das Fehlen einer Gallerte und das Vorhandensein von mehr als einem Tentakelring anzusprechen, doch muß gleich hinzugefügt werden, daß sich diese Merkmale vereinzelt auch bei manchen abweichenden Medusen finden. Als Medusenmerkmale müssen schließlich die Statozysten, der Nervenring und in zweiter Linie der Bau des Magenstiels, die Lage der Gonaden an diesem und die freischwimmende Lebensweise aufgeführt werden.

Halammohydra zeigt also eine deutliche Mischung der Merkmale und man könnte versucht sein, hierin einen ganz primitiven Zustand zu erblicken. Ich glaube aber, daß eine solche Deutung einer anderen an Erklärungswert unterlegen ist, die *Halammohydra* lediglich als umgewandelte Meduse anspricht. Mit einer Primitivität würde ja auch die auffallend hohe histologische Differenzierung des Entoderms und die sicher nicht primitiven Lithostyle schlecht in Einklang stehen. Die Medusenmerkmale — Nervenring und Statozysten — sind von hoher morphologischer Bedeutung, nicht aber die angeführten Polypenmerkmale. Treffen wir doch mehrfach unter den Medusen Formen, die eine Rückbildungstendenz der Umbrella oder des umbrellaren Kanalsystems erkennen lassen. Ich erinnere hier nur an die Eleutheriiden, unter denen manche Arten (*Eleutheria claparedei*, *E. dichotoma*) keine Schirmgallerte mehr besitzen (vgl. Lengerich 1922). Weiterhin zeigen viele Narkomedusen Reduktion des Ringkanals und der Radiärkanäle bis zum vollkommenen Schwund derselben (*Solmaris* u. a. nach Broch). Obwohl bei allen diesen Formen die Reduktion der Umbrella nicht so weit geht wie bei *Halammohydra*, so zeigen sie doch deutlich die Entstehungsmöglichkeiten von Medusen ohne Umbrella, Gallerte, Ring- und Radiärkanälen. Und bis zum völligen Schwund jeder Andeutung einer Umbrella ist es auch bei *Halammohydra* nicht gekommen; die Kappe muß als letztes Rudiment einer solchen angesprochen werden; die soliden Entodermreihen der Tentakel, die durch sie hindurchziehen, entsprechen dabei den gleichen Entodermreihen, die bei Narkomedusen (*Solmaridae*) von der Tentakelbasis durch die Umbrella zum Zentralmagen ziehen.

Was das Vorhandensein von mehr als einem Tentakelkranz anbetrifft, so ist auch dieses Merkmal kein alleiniges Polypenmerkmal, manche Medusen (z. B. *Margelinae*, *Margelopisnae*) besitzen mehr als einen Tentakelkranz, *Climacocodon ikarii* Uchida sogar vier! Auch bei der Trachymeduse *Olindioides formosa* Goto sind außer Randtentakeln noch zahlreiche exumbrellare vorhanden, die in verschiedener Höhe inserieren.

Daraus ergibt sich klar, daß die Deutung von *Halammohydra* als Meduse das Gegebene ist. Gibt es nun aber zu dieser Meduse ein Polypenstadium? Wäre ein solches vorhanden, so müßte es, da *Halammohydra* auf ein ganz bestimmtes *Boden*biotop beschränkt ist, in oder in der Nähe dieses Biotops leben. In der betreffenden Sandformation lebt aber nur ein einziger Polyp: *Protohydra leuckarti* Greeff. Bisher war die geschlechtliche Fortpflanzung dieser Art nicht bekannt, so daß man vielleicht in *Halammohydra* die Meduse von *Protohydra* hätte vermuten können. Nun ist es aber neuerdings F. Koller im Zoologischen Institut der Universität Kiel gelungen, die Eibildung bei Protohydra nachzuweisen[1]) so daß eine derartige Vermutung widerlegt ist. Vielleicht besitzt *Halammohydra* gar kein Polypenstadium? Dafür spricht sehr stark die larvale Bewimperung des Tieres, die sich nach einer Umbildung der Planula in einen festsitzenden Polypen kaum bis zur Meduse hätte erhalten können, dafür spricht auch die Ähnlichkeit von *Halammohydra* mit den Larvalstadien sich direkt entwickelnder Medusen (siehe unten). Ich halte demnach *Halammohydra* für eine sich direkt entwickelnde Meduse.

Innerhalb der Medusen reiht sich *Halammohydra* schon durch die Struktur ihrer Statozysten den Trachylina ein. Das Fehlen einer Polypengeneration würde nach derselben Richtung deuten. Interessant ist nun, daß die larvalen Stadien vieler Trachylinen, besonders der Narkomedusen, auffallende habituelle Ähnlichkeit mit *Halammohydra* zeigen. Bei ihnen ist ein Magenstiel ausgebildet, dem direkt ein Tentakelkranz (erst aus zwei, dann aus mehreren bestehend) ansitzt und alternierend zu diesen Tentakeln stehen Statozysten. Eine Umbrella ist noch nicht ausgebildet. Derartige Stadien bietet *Cunoctantha* (siehe Wilson, Mc. Crady), *Solmundella* (Salensky 1911), auch *Cunina* (Hanitsch 1912), *Solmaris* („*Polyxenia*“) *leucostyla* (Metschnikoff 1874), *Pegantha smaragdina* Bigelow 1909 und wohl alle anderen Narkomedusen, Jugendstadien der Trachymedusen, z. B. das Trachynema-Stadium von *Rhopalonema velatum* Gegenb. besitzen gleichfalls eine habituelle Ähnlichkeit mit *Halammohydra*, doch in geringerem Maße als die Narkomedusenlarven. Wichtig ist dabei noch, daß diese Larven

[1]) Die Publikation dieser Arbeit ist noch nicht erfolgt.

zum Teil eine volle Bewimperung besitzen, die sich auf den Tentakeln lange erhalten kann. Innerhalb der Trachylina kommen die Narkomedusen für eine Verwandtschaft mit *Halammohydra* viel eher in Betracht als die Trachymedusen; das zeigt ja die Lage der Gonaden, die wohl bei Narkomedusen, nicht aber bei Trachymedusen, auf dem Magenstiel liegen können; (allerdings erreichen die bisher bekannten Narkomedusen nicht eine so orale Lage am Magenstiel wie *Halammohydra*); ferner spricht die größere Ähnlichkeit der Narkomedusenlarven mit *Halammohydra* (*Solmaris leucostyla*) gleichfalls für eine Zugehörigkeit zu dieser Gruppe. Innerhalb des Systems der Narkomedusen *Halammohydra* einen Platz anzuweisen ist überaus schwierig. Weder in die Familie der Solmaridae noch in die der Aeginidae, in die A. Mayer 1910 die Narkomedusen teilt, paßt *Halammohydra* hinein. Die zwei Tentakelkränze, der stark abgesetzte Magenstiel mit den weit oralwärts gelegenen Gonaden sowie die Reduktion der Umbrella und die Einzahl der Gonaden verschaffen *Halammohydra* eine ganz isolierte Stellung unter den Narkomedusen, es muß für diese Gattung die Familie der *Halammohydridae* errichtet werden. Am besten könnte *Halammohydra* als neotenische Narkomedusenlarve aufgefaßt werden. Es ist ja unter den Narkomedusen nicht ungewöhnlich, daß die Entwicklung der Gonaden bereits erfolgt, bevor Tentakel, Statozysten und Umbrella ihre definitive Gestalt erreicht haben. So bildet Woltereck eine *Solmundella* spec.? ab, die bereits ausgebildete Geschlechtsorgane besaß, im übrigen aber noch weitgehend larvalen Habitus besaß (dasselbe ist übrigens auch bei Trachymedusen der Fall — *Petasus atavus* Haeckel).

Die Diagnose der neuen Familie lautet: *Halammohydridae. Narkomedusen mit persistierender, zur Fortbewegung dienender Bewimperung der Körperoberfläche. Umbrella rudimentär, ohne Radiär- und Ringkanal, ohne Magentaschen, mit Aboralporus. Zwei Tentakelkränze, Magenstiel durch einen schmalen Halsteil vom Umbrellarudiment scharf geschieden. Gonaden in der Einzahl, am Magenstiel. Länge unter* $^1/_2$ *mm.*

Auf die Unterschiede der beiden Arten von *Halammohydra* wurde im Verlauf der Beschreibung schon oft hingewiesen. Die wichtigsten seien noch einmal hervorgehoben: 1. *H. octopodides*: Maximalzahl der Tentakel am geschlechtsreifen Tier 14, Maximalzahl der Statozysten 7, Tentakel des zweiten Kranzes ohne abgesetzte knopfartige Verdickung der Basis; Makropenetranten fehlen. Sandformation der Ostsee (Kieler Bucht) und Nordsee (Helgoland). 2. *H. schulzei*: geschlechtsreifes Tier mit über 20 Tentakeln und über 10 Statozysten, Tentakel des zweiten Kranzes basal mit einer großen, scharf abgesetzten knopfförmigen Verdickung; Makropenetranten vorhanden. Schellformation der Nordsee (Helgoland).

E. Ökologie und Biologie.

Formation. Wie schon erwähnt, ist *Halammohydra* ein Bewohner der Sand- und Schellformation, und zwar habe ich *H. octopodides* nur im Sand, *H. schulzei* nur im Schell gefunden. Aber auch in diesen Formationen treten die Tiere nicht überall auf, sondern sind an bestimmte Unter-Biotope gebunden. In der Ostsee kommt *H. octopodides* von etwa 4—12 m Tiefe vor, stets nur in mittelgrobem bis grobem Sand. In der Fundstelle der Strander Bucht notierte ich als Begleitfauna: *Protodrilus chaetifer* Rem. *Diurodrilus minimus* Rem., eine kleine Syllidae, an Gastrotrichen: *Macrodasys buddenbrocki* Rem., *Urodasys mirabilis* Rem. *Dactylopodella baltica* Rem., *Thaumastoderma heideri* Rem., *Ptychostomella pectinata* Rem., *Turbanella cornuta* Rem., bei der Tonne *A* fehlte von diesen Arten nur *Urodasys*; dafür fand ich dort noch: *Protohydra leuckarti* Greef, zahlreiche Turbellarien (*Otoplana spec.*, ? *Coelogynopora spec.*, *Monocelis spec.*, mehrere Verwandte von *Cicerina* Giard, *Microstomum papillosum*, viele Acoelen u. a.) von bekannten Protozoen *Condylostoma caudatum* Spiegel, *Trachelocerca* sp., ganz vereinzelt trat auch der Tardigrade *Batillipes mirus* Richters auf. Es meidet also *H. octopodides* in der Kieler Bucht durchaus die ganz flache Strandzone mit feinerem Sand, deren Charaktertiere *Turbanella hyalina* M. Schultze und *Batillipes mirus* Richters sind. Wesentlich anders ist das Vorkommen dieser Art bei Helgoland; hier fand ich sie gerade in der flachen Strandzone und zwar in ziemlich feinem Sand, der bei Niedrigwasser aus 1—$1\,^1/_2$ m Tiefe von der Nordostseite der Düne geholt war. Die Begleitfauna war hier eine vollkommen andere als in der Kieler Bucht, nur das vereinzelte Auftreten von *Batillipes mirus* Richters war beiden Orten gemeinsam. Es traten hier *Protodrilus symbioticus* Giard, mehrere noch unbeschriebene Gastrotricha Macrodasyoidea, *Chaetonotus micracanthus* Rem., *Heterolepidoderma dubium* Rem., *Coelogynopora* spec. auf; *Turbanella hyalina* M. Schultze fehlte auch hier.

Halammohydra schulzei fand ich nur im Schell, der zwischen den Klippenzügen in nordwestlicher Verlängerung der Düne von Helgoland abgelagert ist; im Schell der Westküste fehlte sie. Hier gehörten zu den Begleittieren: *Archianneliden*: *Polygordius lacteus* Diy., *Protodrilus purpureus* Schneider, *Pr. hypoleucus* Armenante, *Pr. aff. oculifer* Pierantoni, *Trilobodrilus heideri* Rem., *Diurodrilus minimus* Rem., *Nerillidium troglochaetoides* und *gracile* Rem., *Polychäten*: *Praegeria remota Southern*; *Gastrotrichen*: mehrere neue Macrodasyoidea, darunter eine *Macrodasys* sp., *Dactylopodella* spec., ferner *Thaumastoderma heideri* Rem., *Turbellarien*: mehrere Otoplaniden und zahlreiche Acoelen. Daraus, daß *H. schulzei* dem Polygordiusschell der Westküste fehlt, kann vermutet werden, daß sie stark bewegtes Wasser meidet.

Beziehungen zwischen Wohnort und Körperform. Bei vielen „aberranten" Tierformen sind gerade die aberranten Charaktere durch eigenartige und von den übrigen Vertretern der Gruppe abweichende Lebensweise und Lebensort verständlich und zum Teil erklärbar — ich erinnere nur an *Pelagothuria*, *Pelagonemertes* u. a. Lassen sich derartige Beziehungen auch bei *Halammohydra* feststellen?

Zu den wichtigsten Eigenschaften der Fauna des Meeressandes gehören 1. Die große Seltenheit von Tieren in der Größe von 0,5—2,5 cm Länge bei einigen Millimeter Breite, während größere Tiere etwas häufiger, kleinere viel häufiger sind. Hierin steht die Sandformation in scharfem Gegensatz zur Schlickformation, in der gerade die kleinen Tiere ganz zurücktreten, und auch der Algenformation. Vielleicht hängt es damit zusammen, daß die starke mechanische Wirksamkeit bewegten Meeressandes gerade Tieren von der angegebenen mittleren Größe verhängnisvoll wird. Die Folge einer so starken Begünstigung von Kleintieren in der Sandformation ist, daß sich gerade hier von manchen Tiergruppen auffallend kleine Vertreter finden. Ich erinnere nur an die Anneliden bzw. Archianneliden (*Nerillidium*, *Diurodrilus*) an die Turbellarien (zahlreiche Acoelen, eine sehr kleine Polyclade fand ich im Sand der Neapler Bucht), Copepoden u. a. In diesem Sinne darf wohl auch die geringe Größe von *Halammohydra* als durch ihren Lebensort bedingt gelten.

2. Die Vertreter der Mikrofauna des Sandes entbehren in der Regel besonderer Fortbewegungsorgane, die Fortbewegung geschieht durch Wimperbewegung oder Schlängelung. Letzterer Modus kommt den so zahlreichen Nematoden zu, die Bewimperung nicht nur Arten solcher Gruppen, bei denen Bewimperung ganz allgemein verbreitet ist (Turbellarien, Ciliaten, Gastrotrichen), sondern auch Vertretern solcher Gruppen, die typischerweise andere Bewegungsarten und -organe besitzen. Hierher gehören z. B. die Anneliden mit den sich durch Wimperung fortbewegenden Archianneliden der Sandformation und *Halammohydra*. In beiden Fällen ist die larvale Bewimperung dem erwachsenen Tier erhalten geblieben. Gleichzeitig ist bei den Archianneliden die sicher bei den einzelnen Gruppen unabhängig erfolgte Rückbildung der Parapodien zu konstatieren, bei *Halammohydra* der Verlust der Umbrella, des typischen Lokomotionsorgans der Medusen.

3. Weitaus die Mehrzahl aller Kleintiere des Meeressandes besitzen die Fähigkeit sich momentan an die Unterlage anzuheften (viele Ciliaten, einge Acoelen, alle Otoplaniden, Monoceliden, *Cicerina* und Verwandte, Archianneliden, Nematoden, Gastrotrichen, Rotatorien, manche Copepoden). *Halammohydra*, bei der das momentane Anheftungsvermögen stärker ist als bei allen anderen Hydrozoen, reiht sich hierin durchaus den anderen Sandtieren an. Dasselbe gilt auch von der starken Kontraktionsfähigkeit, die aber auch anderen Hydrozoen zukommt.

4. Statozysten sind bei Sandtieren überaus verbreitet, nicht nur bei den kleineren Tieren (Acoelen, Otoplaniden, Monoceliden, *Protodrilus*) sondern auch bei größeren (*Arenicola* u. a.)

Halammohydra teilt allerdings den Besitz von Statozysten mit zahlreichen ihrer Verwandten aus anderen Formationen. So kann das Leben im Sande weniger für eine Erwerbung als vielmehr für eine Erhaltung der Statozysten trotz so veränderter Körperform, -lage und Bewegung als Erklärung herangezogen werden. Die Funktion der Statozysten muß dabei wohl eine wesentlich andere sein als bei den planktonischen Leptomedusen, sie vermitteln wohl die positive Geotaxis (vgl. unten).

Dieser kurze Überblick zeigt zur Genüge, wie eng die Beziehungen zwischen Lebensraum und Organisation bei *Halammohydra* sind, und daß sich die meisten Abweichungen dieser Gattung vom typischen Medusenbau als Anpassungen an das Leben im Meeressande bewerten lassen.

Fortbewegung. Wie die meisten Tiere des Meeressandes schwimmt *Halammohydra* nicht frei durchs Wasser, sondern dicht über der Oberfläche des Sandes mit dem aboralen Pol voran; oft windet sie sich in den kleinen Hohlräumen zwischen den Sandkörnern hindurch. Die Längsachse des Tieres liegt dabei — ganz im Gegensatz zu den anderen Hydromedusen — horizontal. Die beiden Tentakelkränze werden beim Schwimmen ganz verschieden gehalten, der hintere ist, dem Magenstiel ziemlich dicht anliegend nach hinten gerichtet und meist in Ruhe; die vorderen Tentakel sind nach vorn gerichtet und passieren vor dem Körper die Lücken zwischen den Sandkörnern. Sie sind in ständiger Bewegung. Besonders typisch ist eine Bewegung der vorderen Tentakel, die auch stattfindet, wenn das Tier an keine Hindernisse stößt. Ein Tentakel wird etwas kontrahiert, dann an der Basis nach hinten eingebogen, die Biegung schreitet allmählich gegen die Spitze fort und der Tentakel wird dadurch langsam nach hinten geschlagen, es folgt dann gleich die Streckung, die gleichfalls an der Basis beginnt und verbunden mit der entsprechenden Biegung, den Tentakel wieder nach vorn führt (Abb. 1). Diese peitschenförmigen Bewegungen werden nacheinander von allen Tentakeln des Vorderkranzes ausgeführt und zwar meist nacheinander rechtsherum. Es kommen jedoch Ausnahmen vor, dadurch daß ein Tentakel in der Runde übersprungen wird oder zwei gleichzeitig bewegt werden. Für die Fortbewegung selbst spielen übrigens diese Tentakelschläge keine Rolle, sie sind hierfür viel zu langsam.

In Ausnahmefällen kann die Achse des Tieres aber auch vertikal gestellt sein und die Bewegung in der Vertikalen erfolgen. Nach Beunruhigung z. B. stellt sich das Tier bisweilen mit dem aboralen Pol nach unten und versucht sich nach unten zu bohren, wohl unter einer positiv geotaktischen Einwirkung der Statozysten (ähnliches Verhalten bei Acoelen, Otoplaniden, Monoceliden und anderen Sandtieren, vgl.

v. Buddenbrock). In einem Einzelfall schwamm *Halammohydra* auch vertikal nach oben, mit dem aboralen Teil voran. Es trat dies in einem Glasschälchen ein, dessen Boden nicht ganz rein war, und erinnert an gleiches Verhalten der aberranten Gastrotrichen unter den gleichen Bedingungen. Im Gegensatz zur normalen Schwimmbewegung vollführte *Halammohydra* in diesem Falle Drehbewegungen um seine Längsachse, wobei die Tentakelenden seitlich abgebogen waren.

Die Kontraktionsbewegung kann sowohl isoliert an einzelnen Tentakeln als auch am gesamten Tier gleichzeitig vollführt werden. Bei der Totalkontraktion werden die vorderen Tentakel gleichzeitig etwas nach hinten gedrückt, die Kappe an den Stiel gelegt und am Rumpf der Halsteil besonders stark kontrahiert. Gleichzeitig mit dieser Kontraktion erfolgt ein Festheften des Tieres und zwar mit einem oder mehreren Tentakeln. Hierzu dienen offenbar die Glutinanten. — Der Streckvorgang verläuft sehr langsam und wird oft wieder unterbrochen durch ruckartige Kontraktionen des Tieres oder einzelner Tentakel. Innerhalb des Rumpfes können einzelne Teile noch besonders bewegt werden; so kann der Rüssel vom übrigen Magenstiel etwas seitlich abgebogen werden, und im Halsteil kann eine seitliche Biegung bis zu 90° erfolgen, wodurch die Kappe seitlich gewandt wird. Diese letzte Bewegung tritt bei Änderung der Schwimmrichtung ein.

Nahrung. Über die Nahrung von *Halammohydra* konnte ich nur wenig in Erfahrung bringen. Bei einigen Tieren befanden sich im Magenstiel Diatomeenschalen und Bruchstücke von Ostracodenschalen. Entweder frißt also *Halammohydra* direkt allerlei kleinere Lebewesen, oder sie nährt sich von etwas größeren Tieren, die ihrerseits in der Sandformation zum größten Teil Diatomeenfresser sind, wodurch auf indirektem Wege Diatomeenschalen in den Darm von *Halammohydra* gelangen konnten[1]).

Jahreszeitliches Auftreten. Ich habe *Halammohydra* zu jeder Jahreszeit gefunden und stets waren neben größeren Tieren auch ganz kleine vorhanden; vielleicht ist im Herbst (Oktober) die Zahl der geschlechtsreifen Tiere etwas größer als in den anderen Jahreszeiten. Daraus geht hervor, daß *Halammohydra* ebensowenig wie die meisten anderen Tiere der Sandformation einen bestimmten Jahreszyklus aufweist. Die Fortpflanzung erfolgt das ganze Jahr hindurch, höchstens treten einige Intensitätsunterschiede auf.

[1]) Anm. während der Korrektur: Neuerdings habe ich ein Exemplar von *Halammohydra octopodides* gefunden, das im Magenhohlraum (Zone III) einen großen Ostracoden eingeschlossen hatte. Der Krebs war sehr durchsichtig und rotierte langsam in dem stark erweiterten Darmlumen der Zone III. In der Region II war dagegen das Lumen ganz verengt, überhaupt war hier der Magenstiel so eingeschnürt, daß der Ostracode in einem abgeschlossenen Raum lag.

Literaturverzeichnis.

Broch, H. (1923): Hydrozoa. In: Kükenthal, Handb. d. Zool. **1**. — **v. Buddenbrock, W.** (1913): Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. 2. Mitt. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. **33**. — **Chun, C.:** Coelenterata. In: Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierreichs **2**, Abt. 2. — **Gelei, J. v.:** Beiträge zur Cytologie der *Hydra Grisea* nebst einigen biologischen Bemerkungen. Zeitschr. f. Zellen- u. Gewebelehre. **1**. 1924. — **Hanitsch, P.** (1912): Über die Generationszyklen einiger raumparasitischer Cuninen (*C. parasitica auctorum*). Zoologica H. 67. — **Hertwig, O. u. R.** (1878): Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878. — **Joseph, K.** (1919): Über einen mutmaßlichen Primitivzustand eines Schweresinnesorgans. Verhandl. d. zool.-botan. Ges., Wien 1919, allg. Versamml. — Ders. (1924): Über *Haleremita*, *Gonionemus* und den Begriff der Trachomedusen. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. **29**. — Ders. (1925): Morphologie und Entwicklung von *Haleremita* und *Gonionemus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **125**. — **Kühn, A.** (1914—16): Coelenterata. Lief. 22—36. In: Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierreichs **2**, Abt. 2. — **Lengerich, H.** (1922): Vergleichende Morphologie der Eleutheriiden. Beiträge zur Kenntnis der Eleutheriiden. II. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. **44**. — **Linko, A.** (1900): Über den Bau der Augen bei den Hydromedusen. Mém. de l'acad. impér. des sciences de St. Péterbourg, sér. VIII, Cl. physico-math. **10**, Nr. 3. — **Luther, A.** (1923): Über das Vorkommen von *Protohydra leuckarti* Greeff bei Tvärminne nebst komplettierenden Bemerkungen über den Bau dieses Polypen. Acta societatis pro Fauna et Flora Fennica **52**, Nr. 3. — **Mayer, A. G.** (1910): Medusae of the world. Carnegie inst. of Washington publ. Nr. 109.— **Metschnikoff, E.** (1874): Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphono phoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. **24**. — **Salensky, W.** (1911): *Solmundella* und *Actinula*. Mém. de l'acad. impér. des sciences de St. Pétersbourg, sér. VIII, Cl. physico-math. **30**, Nr. 6. — **Schulze, P.** (1917): Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung *Hydra*. Arch. f. Biontol. **4**, 2. — Ders. (1922): Der Bau und die Entladung der Penetranten von *Hydra attenuata* Pallas. Arch. f. Zellforsch. **16**, H. 3. — **Uchida, T.** (1924): On a New „Pelagic" Hydroid, *Climacocodon ikarii* n. gen. n. sp. Japanese journ. of zool. **1**, Nr. 2. — **Wilson, H. V.** (1887): The Structure of *Cunoctantha octonaria* in the adult and Larval Stages. Stud. from the biol. laborat. of John Hopkins univ., Baltimore **4**. — **Woltereck, R.** (1905): Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. **15**.

NOCH EINMAL DIE „SKELETTPLATTEN" DER OPHRYOSCOLECIDEN.

Von

PAUL SCHULZE,
Rostock.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. Oktober 1926.)

Im Jahre 1923 erschien eine Arbeit von V. DOGIEL betitelt: Zellulose als Bestandteil des Skelettes bei einigen Infusorien, in der festgestellt wird, daß die Schlundplatten der Ophryoscoleciden aus einem zelluloseähnlichen Stoff, dem Ophryoscolecin, bestehen, das nur gegen Lösungsmittel (nämlich 10proz. HNO_3 und KOH) weniger widerstandsfähig sei als die Zellulose. „Es mag das aber vielleicht von den äußerst dünnen Schichten, in welchen Ophryoscolecin auftritt, abhängen." — „Die Grassplitter, von denen sich die Infusorien nähren, enthalten außer Zellulose viel SiO_2. Gerade diese beiden Stoffe finden wir im Ophryoscolecidenkörper als Skelettbildner vertreten, von SiO_2 wird die äußere Kutikula imprägniert, Zellulose bildet die subkutikularen Skelettplatten." Bei meinen Untersuchungen über tierische Skelettsubstanzen prüfte ich diese Angaben nach und kam zu dem Resultat, daß sich DOGIEL geirrt haben müsse, da die betreffende Substanz sogar in heißem Wasser löslich sei (und wie ich hier gleich hinzufügen will, völlig unlöslich in Kupferoxydammoniak ist). Also gerade die Hauptkennzeichen der Skelettzellulose fehlen. Die Färbungen mit Chlorzinkjod und Jod-Schwefelsäure treten auch nur in dem Inhalt der Plattenwaben auf, während das Gerüst, also gerade die eigentliche Platte, wie schon DOGIEL ganz richtig sah, stets ungefärbt bleibt; der Autor bildet diese Verhältnisse auch neuerdings sehr schön ab. Ich kam daher auf Grund meiner Untersuchungen zu der Ansicht, daß, neben der Stützfunktion, die ich nie bestritten habe, den Platten die Bedeutung einer Art „Leber" zukäme, eines Speicherorgans für Paraglykogen, denn für das Vorliegen dieses Stoffes sprachen alle Reaktionen. Vielleicht käme auch eine Abscheidung von Fermenten in den verdauenden Teil des Entoderms in Betracht. Ich wies darauf hin, daß häufig bei der von mir untersuchten Form Kerbungen des Plattenrandes zu sehen waren (und zwar auch bei sofortiger Lebenduntersuchung auf dem Schlachthofe) und nahm an, daß diese Erscheinung einträte „zur Erzielung einer durch Vergrößerung

wirksameren Oberfläche". Auf meine Mitteilung antwortete Dogiel in einer im Tone verfehlten und ungewöhnlich gereizten Kritik (Dogiel, b), auf die ich nicht reagiert hätte, wenn nicht von dritter, unabhängiger Seite an das Problem herangegangen worden wäre (Trier 1926). Dogiel hält an der Bedeutung der Platten als reiner Skelettplatten fest, die nicht aus Paraglykogen, sondern dem zelluloseähnlichen Ophryoscolecin beständen. Die von mir beobachtete Kerbung hat er nie gesehen; er schiebt mir unter, ich hätte die Kerbung mit den Leberlappen der „Metazoen" vergleichen wollen und sieht darin einen reinen Anthropomorphismus! „Zweitens gehören die Platten sowie der Pharynx selbst dem Ektoplasma an, während das Endoplasma bei den Ophryoscolecidae einen scharf umgrenzten und von einer doppelten Muskelschicht umfaßten Endoplasmasack bildet. Es besteht gar kein Zusammenhang zwischen den Platten und dem Endoplasmasack. Nun aber ist es sehr absonderlich, eine Nahrungsspeicherung in der Wandung jenes Teils des Darmtraktus zu finden, wo keine Nahrungsresorption stattfindet." Mir scheint zunächst die Dreiteilung des Plasmas der Ophryoscoleciden, wie sie Braune und Awerinzew und Mutafowa festgestellt haben, von Wichtigkeit für die Bezeichnung der Körperschichten zu sein. Man ist gewöhnt, die Zone des Protozoenplasmas, in der Kern und kontraktile Vakuolen liegen, als Endoplasma zu bezeichnen. Das Ektoplasma würde sich bei unseren Tieren auf die alveoläre Schicht unter der Kutikula beschränken, während das Endoplasma durch die Hülle des Verdauungssackes getrennt ist in das Endoplasma *a* mit Kern, Vakuolen und Platten und das verdauende Endoplasma *b* (s. Abb. 2). Die Deutung der Alveolarschicht als Ektoplasma stimmt auch völlig mit der gebräuchlichen Nomenklatur bei den Ciliaten überein (s. z. B. Rhumbler S. 263 in Kükenthals Handbuch der Zoologie I). Der Satz, es besteht gar kein Zusammenhang zwischen den Platten und dem Endoplasmasack (bei mir Endoplasma *b*) ist eine reine Phrase. Durch derartige Albuminoidmembranen ist ein Durchtritt von Stoffen durchaus wahrscheinlich, besonders nachdem Eidmann sogar die Durchlässigkeit von Chitinmembranen gezeigt hat. Außerdem könnte dann ja auch der Kern auf diesen inneren Bezirk nur eine Fernwirkung ausüben. Drittens sei eine Nahrungsspeicherung nur dann erklärlich, wenn diese Nahrung später zum Nutzen des Organismus verbraucht werde. Die Platten blieben aber stets form- und größenbeständig. Das ist nun auch durchaus nicht verwunderlich, denn die Platten bestehen ja gar nicht aus dem betreffenden Stoff, sondern nur der Inhalt der Waben! In der Größe und Form der Platten kann sich also ein Abbau nicht äußern, sondern nur in dem Schwinden des Wabeninhaltes. In der Stärke der Chlorzinkjodreaktion verhielten sich aber meine Tiere verschieden. Die reine Stützfunktion soll dann dadurch bewiesen werden, daß bei

Ophryoscolex Skelettplatten oder Spangen an Stellen auftreten, die gar keine Beziehung zu dem verdauenden Teil haben. Ich habe schon in meiner ersten Arbeit betont, daß auch das Operculum und das Endoplasma *a* (Ektoplasma) besonders in der Analgegend den Speicherstoff, der durch die gleiche Violettfärbung mit Chlorzinkjod wie die Platten auffällt, erkennen läßt. Besonders bei dem hinteren Partner bei der Querteilung treten diese Verhältnisse deutlich hervor, ja hier kommt es dann häufig zur Bildung senkrecht zur Oberfläche stehender Waben, in denen sich das Kohlehydrat findet (Abb. 1).



Abb. 1. *Diplodinium hamatum* P Sch. Tier in Teilung, mit Chlorzinkjod behandelt. Nicht nur in den Platten, sondern auch im übrigen Endoplasma *a* (besonders im hinteren Partner) starke Anhäufung von Paraglykogen. 650:1.

Dogiel bestreitet nun ferner, daß es sich bei dieser Substanz um Paraglykogen handelt, da dieses sich bei Gregarinen mit Jod stark bräune, die Platten aber gelblichbraun gefärbt würden.

Setzt man zu einer Mehlwurmgregarine Chlorzinkjod, so tritt eine Braunfärbung des Tieres ein, da auch das Plasma mitgefärbt wird. Zerquetscht man aber die Gregarine, so treten die violett gefärbten Paraglykogenkörner deutlich hervor! Sie verhalten sich in allen Eigentümlichkeiten genau wie der Inhalt der Plattenwaben. Auf meinen Hinweis, daß auch *Isotricha*, die keine Platten besitzt, denselben Stoff mit den gleichen Reaktionen in ihrem Plasma aufweist, geht der Autor nicht ein.

Endlich sollen nach Dogiel die Zellulosesplitter der Nahrung im Darm entgegen meiner Beobachtung (und die früherer Beobachter) der Form nach nicht verändert werden. Ich will durchaus nicht bestreiten, daß bei anderen Arten „enorm große Zellulosefasern" den After verlassen, bei *Dipl. hamatum* sah ich nur den Austritt von feinem Detritus.

Neuerdings hat nun H. J. Trier ganz unabhängig von Dogiel und mir im physiologischen Institut der Landw. Hochschule Berlin *Diplodinium* untersucht. Seine Resultate stimmen völlig mit den meinigen überein und vervollständigen sie. Er findet im Ektoplasma (Endoplasma *a*) und in den Platten Glykogen. Den Bütschlischen Namen Paraglykogen vermeidet er, „da ein charakteristischer Unterschied zwischen Glykogen und Paraglykogen bisher nicht präzisiert worden ist". Ich möchte hier dennoch die Bezeichnung Paraglykogen vorziehen, weil ich — ganz abgesehen von der schwereren Wasserlöslichkeit — bei Glykogen (käufliches Präparat und das der Rinderleber) im

Gegensatz zu der Substanz bei den Infusorien mit Chlorzinkjod stets nur hellbraune nicht aber violette Färbung beobachtet habe, das gleiche gilt für Jod-Schwefelsäure. Bei Chlorzinkjodlösung, die längere Zeit gestanden hat, färben sich die Streifenorgane teils gar nicht, teils weinrot, alle Zellulose dagegen violettblau. Wenn gelegentlich bei den Jodreaktionen die Farbtöne des lockeren körnigen Paraglykogens des Endoplasmas und des mehr kolloidalen Inhalts der Platten nicht völlig übereinstimmen, so muß man offenbar den anderen physikalischen Zustand in Betracht ziehen und bedenken, daß bei ganzen Tieren die Reaktionsfarbe des Kohlehydrats immer durch die relativ dicken Plattenwände gesehen wird.

Wenn Dogiel von Zellulose redet, meint er stets Gerüstzellulose. Nun käme allerdings noch eine Gruppe von Verbindungen für unseren Stoff in Betracht, die der Zellulose sehr nahe stehen: die sogenannten Reservezellulosen, von denen neuerdings durch Karrer das Lichenin genauer studiert wurde. Czapek I, S. 420 sagt von ihnen: „Die Zellulosereaktion mit Jodschwefelsäure und mit Chlorzinkjodlösung ist bei Reservezellulose sehr häufig." — „Ebenso ist die Löslichkeit in Kupferoxydammoniak ein verbreiteter Charakter." Und vom Lichenin berichtet Karrer, daß es kolloidlöslich ist; man kann es aus Flechten durch heißes Wasser ausziehen. Es könnte also die Möglichkeit bestehen, daß das Paraglykogen in diese Gruppe von Körpern gehört. Für das Lichenin gibt Karrer an, daß es sich mit Jodkaliumjodid schwarzblau färbe, während Paraglykogen sich nur bräunt. Eine sichere Entscheidung, ob unser Stoff mit den Reservezellulosen in Beziehung gebracht werden kann, muß wohl durch die Chemiker erfolgen. Das Wesentliche ist jedenfalls, daß diese Stoffe, wie schon der Name sagt, Reservestoffe sind, die in der Pflanze leicht auf- und abgebaut werden. Selbst wenn also unser Kohlehydrat in nähere Beziehung zu den Reservezellulosen träte, was mir unwahrscheinlich ist, so wäre damit nur eventuell eine reine Bezeichnungsänderung verbunden, während die physiologische Bedeutung der Substanz die gleiche bliebe. Trier weist nämlich einen regelmäßigen Kohlehydratstoffwechsel der Panseninfusorien nach. Stärkekörner werden als Ganzes aufgenommen und innerhalb des Nahrungssackes arrodiert und aufgelöst, dafür tritt im Endoplasma *a* eine Ablagerung des Kohlehydrates auf. Diese erfolgt auch bei Fütterung mit Trauben- oder Milchzucker. Mono-, Di- und Polysaccharide werden zu dem typischen Reservestoff umgebildet.

Der Reservestoff wird bei mangelnder Nahrungszufuhr sehr bald wieder aufgelöst und im Zellstoffwechsel verarbeitet. In den Platten wird das Paraglykogen am längsten festgehalten. Sind bei Haltung von Hungerinfusorien die Verhältnisse günstig, sodaß die Tiere im Thermostaten länger als gewöhnlich leben, so schwindet auch aus den Streifen-

organen die Substanz völlig. „Im Innern des Infusors findet man dann keine Futterteile, und die Cilien bewegen sich nur schwach. Berücksichtigt man bei normalen Verhältnissen die fortgesetzten Bewegungen der Cilien, überhaupt die Rastlosigkeit der kleinen Tiere und die dehnenden und zusammenziehenden Bewegungen des ganzen Körpers beim Durcheilen des Pansens, *so muß man sowohl der auffälligen Streifenanlage samt dem übrigen Ektoplasma* (— *Endoplasma a* —) *Stütz- und Speicherfunktion zuerkennen*“[1]) S. 327.

Weiter berichtet Trier, *daß die Zellulose verdaut wird und daß die analen Ausscheidungen in Form winziger Körnchen erfolgen.*

Ich möchte also daran festhalten, daß wir in dem Verdauungsapparat der Ophryoscoleciden eine Einrichtung vor uns haben, die durchaus einen Vergleich mit einem Metazoendarm aushalten kann. Als Eingangspforte dient die Mundöffnung und ein reich mit „Muskel“- und Neuromotorfibrillen ausgestatteter Pharynx, beide mit kutikularer Auskleidung. Die Nahrung wird dann von einem „muskulösen“ Ösophagus in den „Mitteldarm“ geleitet (Endoplasma *b*), den verdauenden Abschnitt, wo die Verdauung ohne Vakuolenbildung vor sich geht. Als ausleitender Teil ist ein „Enddarm“ entwickelt, bestehend aus einem angeschwollenen „Colon“ und einem dünnen mit Kutikula versehenem „Rektum“. Der Verdauungstrakt ist umgeben von einer Plasmaschicht (Endoplasma *a*), in der Speicherung von Reservekohlehydraten erfolgt und zwar einerseits diffus in mehr körniger Form, besonders im analen Speicherwulst und andererseits in homogener kolloidaler Form im Innern der großen plattenartigen Gebilde (Abb. 2). Hier hält sich der Speicherstoff am längsten. Für die Speicherung gerade in der Außenschicht des Endoplasma ergibt sich ein einleuchtender Grund. „Wie die Muskelzellen der Metazoen den Traubenzucker aus dem Blute aufnehmen und ihn in den Reservestoff Glykogen umsetzen, ebenso legen sich die rastlos beweglichen Pansenprotozoen den Betriebsstoff in dem Teil ihres Körpers an, der eng mit den fortbewegenden und Nahrung vermittelnden Organellen verbunden ist“ (Trier S. 327). Da der Kern nicht im Verdauungsplasma liegt und er an den Ab- und Aufbauvorgängen zweifellos indirekt mitwirkt, so erscheint es mir sehr wahrscheinlich, daß die Durchtränkung des Endoplasmas *b* mit Verdauungsenzymen vom Endoplasma *a* ausgeht und zwar vielleicht ebenfalls durch Vermittlung der Platten. Eine solche Komplizierung des Verdauungssystems erscheint uns dann nicht mehr so unmöglich, wenn wir bedenken, daß die Ophryoscoleciden auch in anderer Hinsicht mit die höchst differenziertesten Protozoen sind, die wir kennen. Man denke an den komplizierten Neuromotorapparat mit Schlundring (Sharp) und die durch glänzende

[1]) Von mir hervorgehoben.

Untersuchungen Dogiels (c) aufgeklärten Sexualvorgänge, wo u. a. die Konjuganten Sexualdimorphismus zeigen können, der Wanderkern

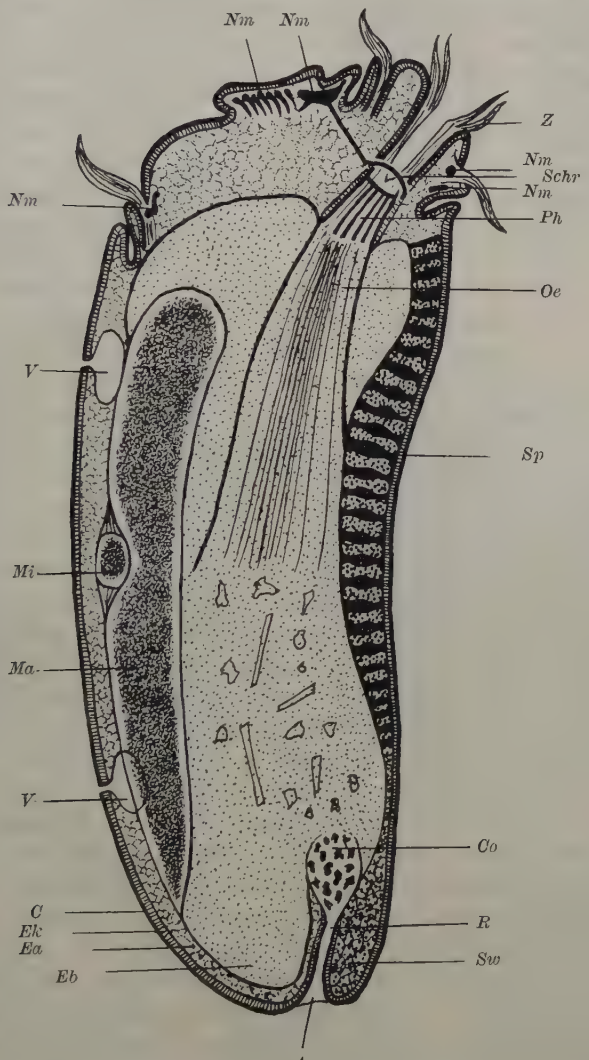


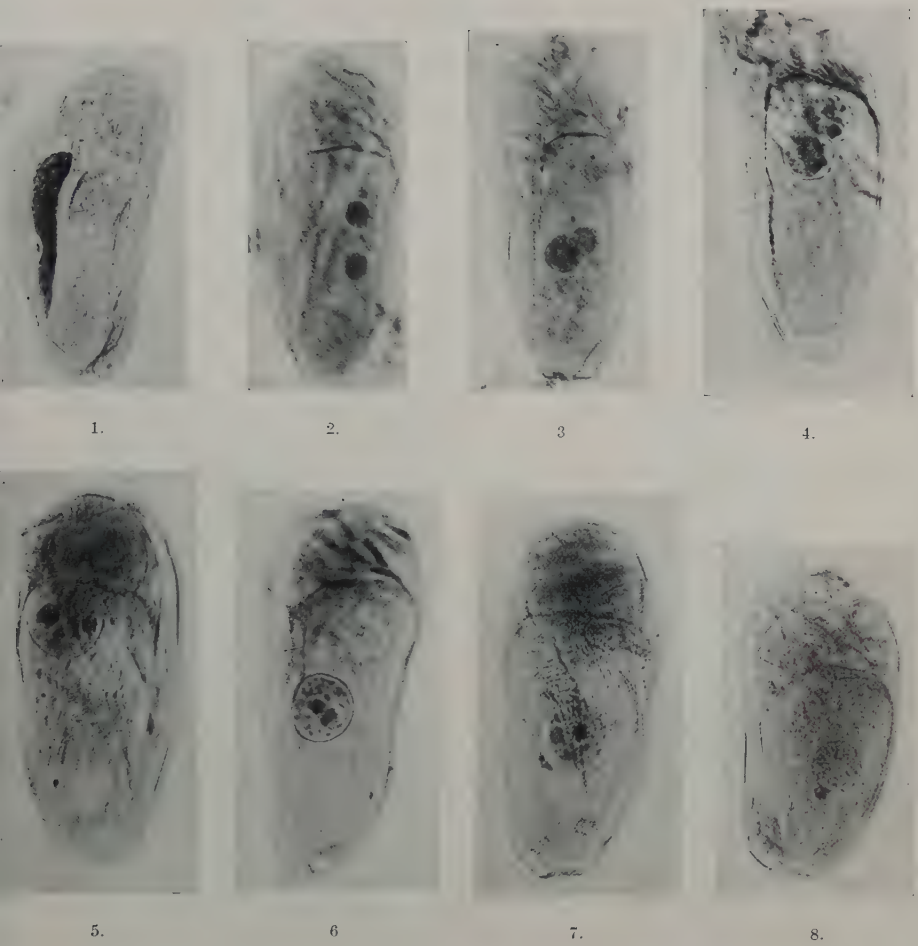
Abb. 2. Schematischer Längsschnitt durch ein *Diplodinium* der *ecaudatum*-Gruppe unter Anlehnung an Sharp. *Z* = Zirren, *Nm* = Anschnitte des Neuromotorsystems, *Schr* = Schlundring desselben mit den davon abgehenden Pharynxfasern, *Ph* = Pharynx, *Oe* = Ösophagus, *C* = Kutikula, *Ek* = Ektoplasma, *Ea* = Endoplasma *a*, *Eb* = Endoplasma *b*, *Co* = Colon, *R* = Rektum, *A* = After, *Sw* = Speicherwulst, *Sp* = Speicherplatten, *Ma* = Makronukleus, *Mi* = Mikronukleus mit Aufhängeband, *V* = kontrakt. Vakuolen.

spermatozoenähnlich gestaltet ist, die Vereinigung der Geschlechtskerne nach Art der Metazoen erfolgt, und der Mikroexkonjugant eine Art

Metamorphose durchlaufen kann! — Dogiel zeigte, daß bei der Konjugation die Tiere sich unter Verflechtung der Wimpern mit den Mundöffnungen aneinander legen. Das männliche Spermium durchschwimmt einen freien Raum zwischen beiden Partnern und dringt dann durch die Mundöffnung in den Pharynx und von hier in das Endoplasma *b* ein, wo es auf den weiblichen Vorkern trifft. Der männliche Kern rundet sich nun ebenfalls ab und beide legen sich unter gegenseitiger Abplattung eng aneinander und verschmelzen schließlich. Beide Kerne verursachen ebenso wie das Synkaryon Protoplasmastrahlungen. Der Verschmelzungskern teilt sich hierauf einmal und liefert unmittelbar Mikro- und Makronukleus, wobei die Kernmembran erhalten bleibt. Beim Einziehen der Spindel wird der Mikronukleus an den Makronukleus angeklebt. Der Großkern weist zunächst größere oder kleinere „Kernkörperchen“ auf. Später wird das ganze Innere gleichmäßig und dicht von feinen Chromatinkörnchen erfüllt, so wie es für den fertigen Kern kennzeichnend ist. Der Kleinkern schmiegt sich in eine Eindellung des Makronukleus ein, der sich so dreht, daß der Mikronukleus nach der Dorsalseite des Tieres zeigt, nimmt allmählich die langgestreckte Form an und gleitet dann in der Schlundgegend aus dem Endoplasma *b* an seine definitive Stelle im Endoplasma *a*.

Da die Dogielschen Angaben bisher die einzigen über die Sexualvorgänge der Ophryoscoleciden sind, erscheint es mir nicht unangebracht, zu berichten, was ich darüber an meinem Material beobachten konnte. Während *Diplodinium hamatum* bei einer Anzahl von Kühen des Rostocker Schlachthofes nur selten neben anderen Wiederkäuerinfusorien auftrat, war in einem Rind fast eine Reinkultur dieser Form enthalten, nur spärlich fanden sich daneben *Isotricha*, *Entodinium* und *Dipl. bursa*. (Über die Nomenklatur s. später.) Während Präkonjuganten und die eigentliche Konjugation in dem Material nicht vertreten waren, zeigten sich die übrigen Stadien außerordentlich häufig. In allen wesentlichen Punkten stimmen meine Beobachtungen mit denen Dogiels überein. Dogiel beobachtete, daß einige Diplodiniumarten während der Sexualperiode fressen (s. Abb, 4a)[1]), andere nicht. Zu letzterer Gruppe gehört auch *Diplodinium hamatum*, nur selten finden sich Bakterien im Mitteldarm. Der Zerfall des Großkernes geht bei der mir vorliegenden Form außerordentlich rasch vor sich. Schon unmittelbar nach der Konjugation sind von ihm nur einige winzige mit Kernfarbstoffen mehr oder weniger stark färbbare Körnchen übrig geblieben (Abb. 3, 2 und 3). Ferner sind hier schon die noch nicht aufgequollenen Geschlechtskerne, wenn auch schwach färbbar, so doch nicht völlig

[1]) Wie vollgestopft mit Nahrung einige der Panseninfusorien auch bei der gewöhnlichen Teilung sein können, zeigt sehr schön die Abb. 5 für *Entodinium bursa* Stein.



1. 2. 3 4.

5. 6 7. 8.

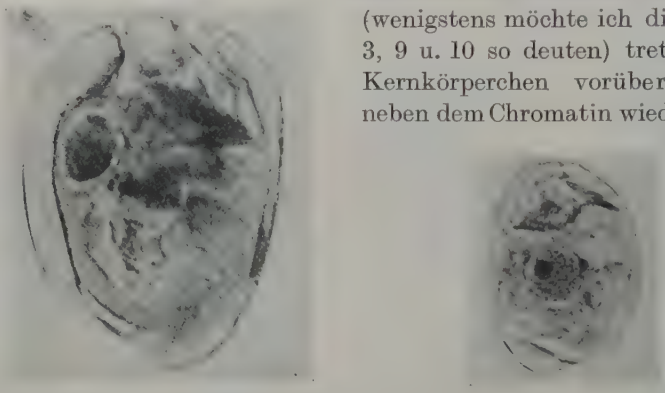
9. 10.

Abb. 3.
Diplodinium hamatum P. SCH.

1. Neutrales Tier,
2. Exemplar mit den beiden Geschlechtskernen,
3. u. 4. Verschmelzung derselben,
5. Syncarion,
6. Teilungsspindel im Synkarion,
7. Dem Makronukleus mit Kernkörpern liegt der neu gebildete Mikronukleus dicht an,
8. Die Kernkörper sind im Makronukleus geschwunden,
9. u. 10. Rekonstruktionsstadien des Makronukleus mit Kernkörpern.

Subl. Eisessig-Boraxkarmin.
370 : 1.

homogen (Abb. 3, 2 und 3). Die vergrößerten, sich berührenden Kerne zeigen dann schon sehr deutlich die verschieden großen „Kernkörperchen" (3, 4). Auch während der Bildung der Spindel im Synkaryon (3, 6), die schließlich den neuen Makro- und Mikronukleus liefert, sind sie nicht geschwunden. Erst wenn das Chromatin des Kleinkernes sich zusammenballt, wird der Großkern ganz homogen und färbt sich nicht mehr mit Kernfarbstoffen (3, 8), gleichzeitig verringert sich, wenn man gleichgroße Tiere betrachtet, sein Volumen. Wahrscheinlich ist bei der Auflösung der Kernkugeln Flüssigkeit an das Plasma abgegeben worden. Auf diesem Stadium bleiben die Tiere anscheinend verhältnismäßig lange stehen, denn es ist bei den verschiedenen Arten auch beim Fehlen aller anderen Stufen fast in jedem Präparat zu finden. Bei der Rekonstruktion des Makronukleus (wenigstens möchte ich die Abb. 3, 9 u. 10 so deuten) treten die Kernkörperchen vorübergehend neben dem Chromatin wieder auf,



a b

Abb. 4. Makronukleus mit neu gebildetem Mikronukleus a) von *Diplodinium bursa* Fior. und b) von *Entodinium sp.* 370:1.

um im fertigen Kern wieder ganz zu schwinden. Eine Plasmastrahlung, wie sie Dogiel bei seinen Objekten beobachtete, sah ich hier in keinem einzigen Stadium (s. d. Abb. 3).

Zum Schluß muß ich noch ein paar Worte zur Nomenklatur der Panseninfusorien sagen. Dogiel bemängelt, daß Sharp und ich unsere Formen in das Genus *Diplodinium* Schuberg setzen, während sie in Wirklichkeit zu *Ophryoscolex* gehörten. (Nichtsdestoweniger wendet Dogiel in seiner neueren Arbeit (c), die aber vielleicht länger beim Verlag gelegen hat, wieder die Benennung *Diplodinium* auch für die *ecaudatum*-Gruppe an.) Sharp trennt beide Genera schon scharf voneinander, *Diplodinium* besitzt zwei Wimperkränze am Vorderende und zwei kontraktile Vakuolen, während bei *Ophryoscolex* außer der adoralen Wimperzone noch eine zweite vorhanden ist, die mehr als die Hälfte des Körpers umgreifend bis zu dessen Mitte reicht. Ferner hat die Gattung

5—7 Vakuolen. Als Typus für *Diplodinium* sind nach Schuberg in erster Linie Tiere anzusehen, die wie *Entodinium dentatum* Stein aussehen, aber nicht ein, sondern zwei Wimperorgane aufweisen, also offenbar *Diplodinium dentatum* Fior. Ferner erklärt Dogiel mein *Dipl. hamatum* für eine Form von *ecaudatum*. Die Sharpsche Untersuchung über die Variabilität dieser Art war mir bei Abfassung meiner ersten Mitteilung leider unbekannt; nachdem ich sie jetzt studiert habe, kann ich jedenfalls sagen, daß mein Untersuchungsobjekt mit keiner der von Sharp beschriebenen Formen übereinstimmt. Denn *hamatum* besitzt

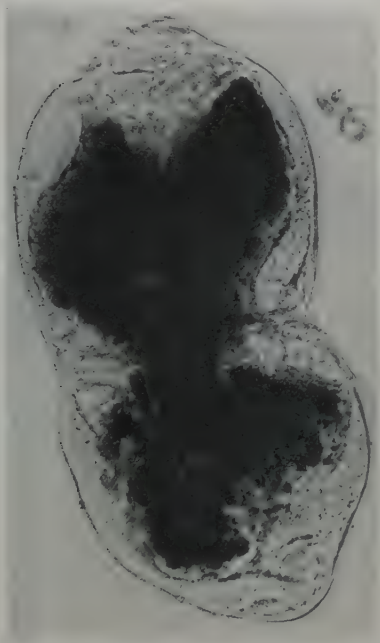


Abb. 5. *Entodinium bursa* Stein in Teilung. Die aufgenommene Nahrung durch Chlorzinkjod gefärbt. 650:1.

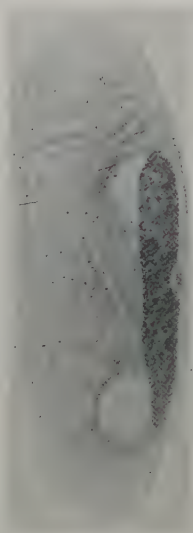


Abb. 6. *Diplodinium ecaudatum* Fior. 370:1.
(Die Art trat nur sehr vereinzelt in Rindern des Rostocker Schlachthofes auf, aber nicht in dem Tier, das massenhaft *D. hamatum* enthielt. Sehr deutlich sind die beiden kontraktilen Vakuolen.)

nicht einen ventralen Stachel wie die *f. caudata*, sondern einen seitlichen. Natürlich könnte hiernach das Tier noch in den Formenkreis von *D. ecaudatum* gehören. Es kommt aber hinzu, daß der Mikronukleus bei neutralen Tieren nicht in der Körpermitte liegt, wie bei der Sharpschen Art („situated in a depression on the dorsal side of the macronucleus about midway between the anterior and posterior extremities“), sondern deutlich in der unteren Hälfte (vgl. Abb. 3, 1 und 6). Der Makronukleus ist bei *hamatum* am oralen Ende stärker angeschwollen und gebogen; auch die rechte Platte ist daher stark gebogen und weist auch bei

Tieren, bei denen der Stachel geschwunden ist, am Vorderende fast immer einen deutlichen Querfortsatz auf. Die Größenmaße fallen noch in die Variationsbreite von *ecaudatum* (Mittel aus 20 Exemplaren 118,68 × 44,3 μ; kleinstes gemessenes Exemplar 91,2 × 34,2 μ, größtes 144,5 × 45,7 μ). Das Verhalten des Mikronukleus bei der gewöhnlichen Teilung zeigt Abb. 7. Sharp erwähnt die Teilung bei *ecaudatum*, sagt aber nichts über die auffallende Ungleichheit der beiden Partner (Abb. 1). Ich glaube aber trotzdem kaum, daß sich Sharps Tiere in diesem Punkte anders verhalten haben. Jedenfalls ist die Frage, ob *hamatum* eigene Art oder Form von *ecaudatum*, für meine Untersuchungen von ganz untergeordneter Bedeutung. Bei der außerordentlichen Neigung

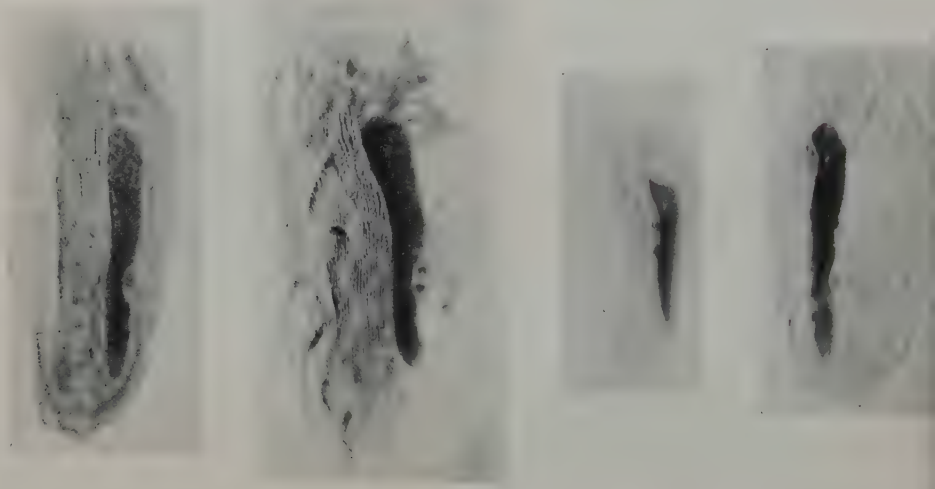


Abb. 7. *Diplodinium hamatum* P. Sch. Stadien der gewöhnlichen Teilung. 370:1.

zur Rassenbildung bei dieser Spezies kann es sehr gut in ihren Formenkreis gehören.

In dem Umfang, wie sie jetzt aufgefaßt wird, ist das Genus *Diplodinium* sicher eine Mischgattung heterogener Elemente. Ich möchte aus ihr die *Ophryoscolex*-ähnlichen schlanken Arten um *Dipl. ecaudatum* herausnehmen (Gattung *Epidinium* Crawley), in Gegenüberstellung zu denjenigen, die nicht die drei kennzeichnenden Platten aufweisen, dagegen aber das scharf abgesetzte, große lappenförmige Operculum zwischen den beiden Wimperzonen besitzen (Abb. 4). Wahrscheinlich wird noch hinzukommen, daß sich bei diesen Tieren mehr gleichhälftige, bei den übrigen ungleichhälftige Teilung findet. Was nun jene Form anbetrifft, die Dogiel als *Dipl. maggii* Fior., ich als *Dipl. bursa* Fior.

bezeichnet habe, so wird sich über ihren „richtigen" Namen kaum absolute Gewißheit verschaffen lassen. Fiorentini (Taf. 1a, Abb. 3, 4 und Taf. 2a, Abb. 1, 2) bildet plumpe Diplodinien ab, die außer der Größe gar keine Unterschiede erkennen lassen, da die charakteristischen Platten in den Abbildungen fehlen und die Kerne in beiden Fällen falsch als kleine ovale Gebilde dargestellt sind. Für die Beurteilung dieser Arten haben wir also nur die Größe und den Umriß der Tiere; berücksichtigt man dieses, so kommt man auf eine kleinere Spezies *bursa* in meinem Sinne (Mittel aus 10 Exemplaren 150 μ lang, 128 μ breit, kleinstes gemessenes Stück 141 $\mu \times$ 125 μ, größtes 175 $\mu \times$ 160 μ) und eine größere *maggii* = *Metadinium medium* Awer. und Mut. (Nach den Autoren 187—272 μ lang und 136—170 μ breit.)

Literaturverzeichnis.

Awerinzew, S. und **Mutafowa, R.:** Material zur Kenntnis der Infusorien aus dem Magen der Wiederkäuer. I. Arch. f. Protistenkunde **33,** 109—118. 1914. — **Braune, R.:** Untersuchungen über die im Wiederkäuermagen vorkommenden Protozoen. Ebenda **32,** 111—170. 1913. — **Buisson, J.:** Les Infusoires ciliés du tube digestif de l'homme et des mammifères. Thèse pour le doctorat en médicine. 88—138. Paris 1923. — **Bütschli, O.:** Bemerkungen über einen dem Glycogen verwandten Körper in den Gregarinen. Zeitschr. f. Biol. **21,** 603 bis 612. 1885. — **Crawley, H.:** Evolution in the ciliate family Ophryoscolecidae. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia **75** (1923), 1924. — **Czapek, F.:** Biochemie der Pflanzen. I. 2. Aufl. 1913. — **Dogiel, V.:** a) Cellulose als Bestandteil des Skelettes bei einigen Infusorien. Biol. Zentralbl. **43,** 289—291. 1923. — Ders. und **Fedorowa, T.:** b) Über den Bau und die Funktionen des inneren Skeletts der Ophryoscoleciden. Zool. Anz. **62,** 97—107. 1925. — Ders.: c) Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei den Ophryoscoleciden), neue Tatsachen und theoretische Erwägungen. Arch. f. Protistenkunde **50,** 283—442. 1925. — Ders.: Neue parasit. Infusorien aus dem Magen des Renntieres. Arch. russes de Protistologie **4.** 1925. — **Eidmann, H.:** Die Durchlässigkeit des Chitins bei osmot. Vorgängen. Biol. Zentralbl. **42,** 429—435. 1922. — **Fiorentini, A.:** Intorno ai protisti dello stomaco dei Bovini. Pavia 1889. — **Karrer, P., Joos, B.** und **Staub, M.:** Zur Kenntnis des Lichenins. II. Helvetica chim. acta **6,** 800—816. 1923. — **Reichenow, E.:** Den Wiederkäuer-Infusorien verwandte Formen aus Gorilla und Schimpanse. Arch. f. Protistenkunde **41,** 1—33. 1920. — **Rhumbler, L.:** Ciliata in Kükenthal, W., Handbuch der Zoologie. I. Berlin 1923 (1925). — **Schuberg, A.:** Die Protozoen des Wiederkäuermagens. Zool. Jahrb., Abt. f. System. **3,** 365—414. 1888. — **Schulze, P.:** Der Nachweis und die Verbreitung des Chitins mit einem Anhang über das komplizierte Verdauungssystem der Ophryoscoleciden. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. der Tiere **2,** 643—666. 1924. — **Sharp, R.:** *Diplodinium ecaudatum*, with an account on its neuromotor apparatus. Univ. of California publ. in Zoology **13,** 43—112. 1914. — **Trier, H. J.:** Der Kohlehydratstoffwechsel der Panseninfusorien und die Bedeutung der grünen Pflanzenteile für diese Organismen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. **4,** 305—330. 1926.

EINE ZECKE (IXODES HEXAGONUS LEACH) MIT ÜBERZÄHLIGEN ATEMPLATTEN.

Von

PAUL SCHULZE,
Rostock.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. Dezember 1926.)

Im folgenden möchte ich kurz über einen Zufallsfund berichten, der ein gewisses theoretisches Interesse beansprucht. In einem Gläschen mit der Bezeichnung: „Vom Dachs", offenbar aus Mecklenburg stammend, befanden sich im Zool. Inst. Rostock einige vollgesogene ♀ von *Ixodes hexagonus* LEACH. Eines von diesen zeigt nun bemerkenswerte Anomalien in der Beschaffenheit der Atemplatten. Bei den Ixodiden liegen die Stigmen, und zwar je eines links und rechts, an den Körperseiten dicht hinter dem 4. Beinpaar. Über den feineren Bau der Zeckenstigmen sind wir besonders durch die Arbeiten von BONNET, SAMSON und NUTTAL-WARBURTON-ROBINSON unterrichtet. Jede Atemplatte läßt äußerlich deutlich vier Hauptteile erkennen, das Ostium, die Verschlußlippe, die Macula und das Peritrema (s. Abb. 1). Das Ostium ist eine meist halbmondförmig erscheinende Öffnung, der Eingang in die Atemhöhle (Abb. 2, *a*), von deren Grund die Tracheen ausgehen (*b*). Die Macula wird durch eine bei unserer Art C-förmige Chitinspange dargestellt. Die offenen Enden des C setzen sich in die Lippe fort, die das Ostium mehr oder weniger vollkommen verschließen kann. (Die Art und Weise dieses Verschlusses scheint mir nach den vorliegenden Arbeiten noch nicht ganz einwandfrei geklärt.)

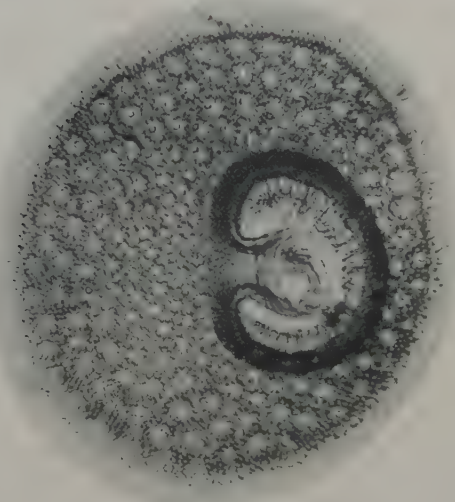


Abb. 1. *Ixodes hexagonus* LEACH ♀. Rechtes Stigma eines normalen Tieres. 64 : 1.

Das Öffnen erfolgt durch besondere Dilatatoren. Um die Macula finden sich sehr komplizierte Chitinstrukturen, das Peritrema, die NUTTALL und seine Mitarbeiter ausführlich beschrieben haben. Unter dem Peritrema befindet sich eine Art Luftkammer, die von zahlreichen Chitinsäulchen, welche sich bald in mehrere dünnere Pfeiler aufspalten, durchzogen wird (Abb. 2 *pf*); zwischen ihnen liegen Poren. Von den drei freilebenden Entwicklungsstadien der Ixodiden besitzt die Larve weder Stigmen noch Tracheen, bei ihrer Kleinheit und damit verhältnismäßig großen Oberfläche genügt Hautatmung. Wohl aber treffen wir beide bei Nymphen und Imagines an. Bei dem oben erwähnten Exemplar hat nun aus irgendeinem Grunde eine Zersprengung der Stigmenanlagen stattgefunden. Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Ursache ein von außen kommender Eingriff gewesen ist, denn das Tier ist im übrigen völlig normal ausgebildet, und die Abweichungen finden sich auf beiden Körperseiten (Abb. 3). Über den Zeitpunkt, an dem die Zerlegung stattgefunden hat, läßt sich näheres nicht aussagen, da das Tier im Nymphenstadium nicht vorgelegen hat und daher auch nicht bekannt ist, ob etwa die Nymphe in bezug auf die Atem-

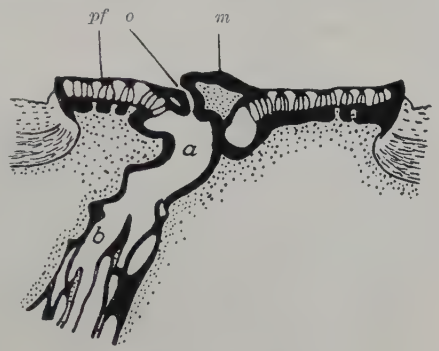


Abb. 2. Schnitt durch ein Zeckenstigma nach NUTTALL, COOPER und ROBINSON. *o* Ostium, *m* Macula mit Lippe, *pf* Pfeiler der Luftkammerschicht unter dem Peritrema, *a* Atemhöhle, *b* Tracheen.



Abb. 3. *Ixodes hexagonus* LEACH. ♀ mit abnormen Stigmen. 38 : 1. Die ursprünglich an den Körperseiten gelegenen Atemplatten sind in dem Kalilaugepräparat durch Deckglasdruck in die Bauchebene gebracht worden.

platten schon ähnlich beschaffen war wie die Imago. Die Larve besitzt, wie gesagt, keine Stigmen und Tracheen, erst in der vollgesogenen und vom Wirt abgefallenen Larve entstehen Stigmen und Tracheen als ektodermale Einstülpungen. Die Stigmen der aus der abgeworfenen Larvenhaut hervorgehenden Nymphen sind kleiner und weniger kompliziert gebaut als die der Geschlechtstiere. Am wahr-

scheinlichsten ist mir, daß die Zersprengung bei der Häutung zur Imago erfolgt ist.

Auf der rechten Seite zeigt das Tier zwei innig verschmolzene Stigmen, die zusammen fast die Größe einer gewöhnlichen Atemplatte erreichen. Die beiden Peritremata sind vom Rande her durch eine bald undeutlich werdende Trennungslinie geschieden. Die Strukturen sind ganz übereinstimmend (Abb. 3). Da auf Abb. 4 die beiden Stigmen nicht ganz in einer Ebene liegen, kommt auf dem Photogramm bei dem kleineren Partner ein etwas anderes Niveau zur Einstellung, daher der scheinbare Strukturenunterschied. Die wichtigsten Teile Ostium und Lippe sind bei dem großen Teilstück normal, ebenso die etwas verkleinerte Macula. Der kleinere Partner zeigt das Ostium, aber eine verbildete Lippe und Macula. Tracheen gehen nur von dem großen Gebilde aus. Auf der linken Seite ist eine weit stärkere Zerlegung der Anlage eingetreten (Abb. 5). Das nicht die Hälfte der gewöhnlichen Größe erreichende Stigma zeigt normalen Bau. Die Macula ist halbkreis- nicht C-förmig. Neben diesem Hauptorgan findet sich kaudal davon eine kleine Chitinplatte mit peritremaähnlichen Strukturen, ein entsprechendes Gebilde, das aber einen breiten dunklen Chitinrand aufweist, liegt auf der Bauchseite (in dem gequetschten Präparat über dem Hauptstigma, undeutlich auf der Hauptabbildung 5, rechts scharf eingestellt). Merkwürdigerweise zeigt sich auf der kleinen kaudalwärts liegenden Platte und isoliert außen am Rande (ursprünglich dorsalwärts gerichtet), je ein merkwürdiges trichterförmiges Chitingebilde (Abb. 5). Das letztgenannte größere ist anscheinend durch eine Art Deckel von peritremaartiger

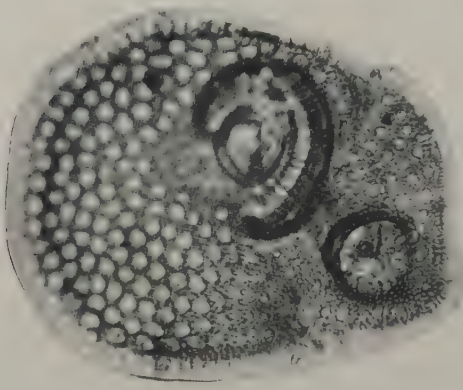


Abb. 4. Rechtes Stigma stärker vergrößert. 64 : 1.

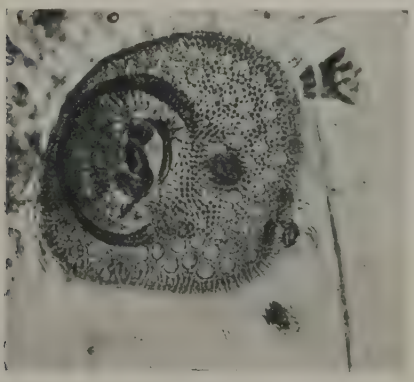


Abb. 5. Linkes Stigma 64 : 1. Rechts der auf der Bauchseite gelegene Stigmenkeim.

Struktur verschlossen, während die Seitenwände offenbar Homologa der Chitinpfeiler sind, die unter dem normalen Peritrema den Luftraum durchziehen. An einer Stelle ist deutlich die Zerteilung einer Spange in einzelne dünnere Pfeiler zu sehen. Eine kleine Unregelmäßigkeit am Hauptperitrema (in Abb. 5 über dem isolierten Peritremakeim) stellt wohl eine einfache Verbildung dar. Bemerkenswert erscheint mir, daß der störende Einfluß auf beiden Seiten einzig und allein den eng begrenzten Stigmenbezirk getroffen hat, vor allem aber, daß trotz der Störung auf jeder Körperseite wieder je eine in sich durchaus harmonische Bildung entstanden ist, die auch funktionsfähig war, wie der vollgesogene Zustand des betreffenden ♀ zeigt. Ferner scheint aus dem Befund hervorzugehen, daß das stigmaaufbauende Material bei der Zerlegung der einheitlichen Anlage schon in bezug auf die einzelnen Teile der Atemplatte determiniert war, da die abgesprengten kleinen Stücke in der ortsfremden Umgebung keine Miniatur-Atemplatten, sondern nur Teile derselben geliefert haben, entweder nur peritremaähnliche Bildungen oder solche, die auch die für den Luftraum kennzeichnenden Pfeilerbildungen noch erkennen lassen.

Literatur.

Bonnet, A.: Rech. sur l'anat. et le dével. des Ixodidés. Ann. de l'Univ. de Lyon N. S. I. Sc. Méd. Fasc. 20. 1907. — **Nuttall, G. H. F., Cooper, W. F.** and **Robinson, L. E.:** On the Structure of the Spiracles of a Tick — *Haemophysalis punctata* Can. et Fanz. Parasitology **1.** 1908. — **Samson, K.:** Anat. u. Biol. von *Ixodes ricinus.* Zeitschr. f. wiss. Zool. **93.** 1909.

(Aus dem Zoologischen Museum der Universität Berlin.)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE BEZIEHUNG ZWISCHEN TRACHEEN UND ADERVERLAUF IM HYMENOPTERENFLÜGEL.

Von

ARIADA DIMITROWA,

Sofia.

Mit 33 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. November 1926.)

Inhaltsübersicht.

Seite

A. Einleitung. Historisches 695
B. Material und Untersuchungstechnik 700
C. Das Tracheensystem des Puppenflügels 702
1. *Apis mellifica* L. 702
a) Vorderflügel 702
b) Hinterflügel 708
2. Der Puppenflügel anderer Aculeaten 708
3. *Trichiosoma lucorum* L. 709
D. Das Tracheensystem des Imaginalflügels 711
1. Allgemeines 711
2. Siricidae 711
3. *Tremex* 711
a) Vorderflügel 711
b) Hinterflügel 714
4. Andere Siriciden 715
5. *Orussus* 715
6. Braconidae 716
7. Ichneumonidae 717
8. Chalcididae 718
E. Das Verhältnis des Tracheensystems zur Flügeladerung 719
F. Die Anwendung der auf Grund des Tracheenverlaufes ermittelten Aderungsterminologie 723
1. *Tremex fuscicornis* F. 726
2. *Cephaleia abietis* L. 728
3. *Orussus abietinus* SCOP. 729
4. *Apis mellifica* L. 730
a) Vorderflügel 730
b) Hinterflügel 731
G. Das Hymenopteren-Flügeltracheensystem und COMSTOCKS und NEEDHAMS Tracheenschema 732
H. Der Vorgang der Aderreduktion 735
I. Zusammenfassung 736
J. Schriftennachweis 738

Einleitung. Historisches.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß zur Schaffung eines natürlichen Systems der Insekten die Flügeladerung als ein auffallend konstantes Merkmal und ein solches, das nicht nur für Arten, sondern besonders auch für größere Gruppen einen sehr bestimmten Charakter besitzt, eine große Rolle zu spielen berufen ist. Es ist daher die Frage der Entstehung der Flügeladerung dieser Tiere eine anscheinend recht wichtige. Was die Genese der Flügeladerung derjenigen Insektengruppen, die uns im folgenden im besonderen beschäftigen sollen, der Hymenopteren, betrifft, so ist deren bisherige Behandlung, deren Kenntnis zum Verständnis der vorliegenden Fragestellung notwendig erscheint, eng verknüpft mit der Untersuchung der Entstehung der Insektenflügeladerung überhaupt.

Wie die historische Betrachtung zeigt, geht die Beschäftigung mit der Ontogenie der Flügeladerung als Mittel zum richtigen Verständnis von deren Phylogenie im übrigen noch nicht weiter zurück, als auf die Arbeit von E. Adolph (Über Insektenflügel. Nova Acta, Leop. Carol. Akad. Bd. 41, Pars 2, Nr. 3, Halle, S. 215—291, 1880). Er war der erste, der die große Bedeutung der Ontogenie für die Beurteilung der Aderverhältnisse der Insekten erkannt hat. Adolph arbeitete mit den Begriffen der konvexen und konkaven Linien, die den konvexen und konkaven Adern eines hypothetischen Fächerflügels entsprechen. Als solchen Urflügel dachte er sich einen Flügel, der der Länge nach gefaltet ist und miteinander abwechselnd Berge und Täler zeigt. Die konkaven Adern sollten nun seiner Ansicht nach durch Verdünnung der Flügelmembran entstehen, am Grunde der Gruben liegen und die Tracheen, die sie enthalten, die primären sein. Die konvexen Adern dagegen entstanden durch Verdickung der Flügelmembran, lägen auf den Wülsten und ihre Tracheen wären sekundärer Art. Die echten Adern der Hymenopteren sind nach Adolph konvexer Natur. Die Aderreduktion hat nämlich nach seiner Auffassung neben einem Teil der konvexen alle konkaven Adern des Hymenopterenflügels zum Schwinden gebracht. Aber dieses Verschwinden geschah nach Adolph nicht spurlos. An Stelle der reduzierten Adern blieben konvexe und konkave Linien zurück. In der Verfolgung eben dieser Linien hoffte Adolph die Entwicklungsgeschichte der Flügeladerung zu verstehen. Es bleibt zu bedauern, daß Adolph die Ergebnisse seiner Untersuchung nicht genügend klar zusammengefaßt, auch kein eigentliches Schema seines hypothetischen Fächerflügels gegeben hat. Es erwies sich auch seine Kernidee als falsch. Nichtsdestoweniger bedeutete diese erste Arbeit Adolphs einen gewichtigen Anstoß für die weiteren Untersuchungen in dieser Richtung.

In einer zweiten (zur Morphologie der Hymenopterenflügel. Nova Acta der L. C. D. Ak. der Natf. Bd. 46, Nr. 2, S. 43, 430. 1883) veröffentlichten Arbeit studierte Adolph den Puppenflügel von *Apis mellifica* und zwar auf dem Stadium, bei welchem man auf der Oberfläche des Flügels die Anlagen der Adern als blasse Linien sieht. Er glaubte dabei feststellen zu können, daß sich die Tracheenentwicklung hier auf der höchsten Stufe ihrer Ausbildung befindet, und daß der Verlauf dieses Tracheensystems dem dereinstigen Adernnetze folgt. Ausdrücklich erklärt er aber, daß die Priorität der Anlage den Adern zukomme, und daß das Venennetz für die Entwicklungsrichtung der Tracheen entscheidend sei und nicht etwa umgekehrt.

Eine höchst bedeutungsvolle, auf unserem Gebiet in vieler Richtung grundlegende Arbeit sind Redtenbachers „Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten". Ann. naturhist. Hofmus. Wien, Bd. I, Nr. 3, S. 153—231. 1886. Redtenbacher gelang es, die Hauptlängsadern der Insektenflügel zu homologisieren. Er ist sodann auch der erste, der eine einheitliche Terminologie

für die Flügeladerung aller geflügelten Insektenordnungen durchgeführt hat. Mit kleinen Veränderungen wird seine Terminologie von den meisten Entomologen noch heute angewandt. Seine Verteilung der Äste auf die einzelnen Adern freilich ist willkürlich und genetisch unbegründet, weil er seine Anschauungen zum Teil unter Heranziehung der falschen Ansichten Adolphs aufbaute, und dessen Idee der konvexen und konkaven Linien annimmt. Redtenbacher vermutet, daß die Flügel der primitiven Insekten fächerartig sein müßten, und daß die Flugorgane der Orthopteren und Neuropteren mit ihrer komplizierten Längs- und Queraderung deutliche Reste des ursprünglichen Fächerflügels zeigen. Er vergleicht die Flügel der verschiedenen Insektengruppen und kommt zu folgendem Schema: Von der Flügelbasis gehen ursprünglich 11—13 Adern aus, die teils konvex, teils konkav sind. I, III, V, VII, IX, XI sind konvex, die geradzahligen sind konkav. Vom Vorderrand des Flügels anfangend nennt er die Adern: Costa (I), Subcosta (II), Radius (III), Media (V), Cubitus (VII) und Anales (IX—XIII). Die konkaven Adern IV und VI bleiben unbenannt. Die Äste der Adern der konvexen, wie konkaven werden mit arabischen Ziffern bezeichnet, die als Indizes der römischen Ziffern geschrieben werden. Jede der genannten Adern kann einfach oder gegabelt sein; sie kann ferner mehr oder weniger reduziert sein, oder auch ganz verschwinden. Am häufigsten erscheinen die Adern *Costa*, *Radius*, *Cubitus*, *Subcosta* und *Anales*, während die Adern IV, V und VI reduziert sind. Mit der Reduktion der Längsadern geht Hand in Hand eine Verkleinerung der Zahl der Queradern, so daß sich die in bezug auf die Flügeladerung hochspezialisierten Insekten, z. B. Dipteren und Hymenopteren, die eine spärliche Aderung haben, durch eine tiefgreifende Reduktion aus Insekten mit reichentwickelter Aderung herausbildeten. „Die Differenzierung und Vereinfachung (Reduktion) des Flügelgeäders erscheint demnach zugleich eine physiologische und mechanische Notwendigkeit.“ Für den Hymenopterenflügel stellt Redtenbacher als typische Erscheinung den Verlust der Ader V oder Media fest. Mit diesem Verlust wollte er das Vorhandensein der zwei- und dreispaltigen Queradern zwischen *Radius* und Cubitus erklären. An der Stelle der verloren gegangenen *Media* findet er eine Falte: „Nicht selten treten auch hintereinander gelegene Queradern miteinander in Verbindung, namentlich dann, wenn die dazwischen liegende Längsader auf irgendeine Art ausgelöscht wird. Auf diese Weise sind z. B. die Queradern entstanden, welche im Flügel der Hymenopteren zwischen *Radius* und *Cubitus* verlaufen, da hier mit wenigen Ausnahmen die V-Ader vollkommen verloren gegangen ist.“ Eine Wandlung der bis dahin geltenden Anschauungen brachte eine von Redtenbacher 1888 gemeinsam mit Brauer ausgeführte Untersuchung der Flügelscheide der Äschnidennymphe. (Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insekten im Zool. Anz. Bd 11, S. 443—447. 1888.) Es ergab sich dabei das Vorhandensein eines vollständigen Tracheennetzes im Innern der Flügelscheide mit einer Anordnung, die im großen und ganzen durchaus den Imaginalflügelhauptrippen entspricht. Damit entzogen aber Redtenbacher und Brauer der Adolphschen Hypothese der konvexen und konkaven Adern die Grundlage und stellten fest, daß die Bildungsweise der beiden Aderntypen die gleiche ist. Sie wurden sich damit der Bedeutung der Ontogenese für die Homologisierung der Geäder der fertigen Insektenflügel bewußt. Von der Unannehmbarkeit der Adolphschen Idee der konkaven und konvexen Adern hat die beiden Autoren im besonderen das Stadium des Hymenopterenimaginalflügels überzeugt, bei dem die konkaven Adern bis auf die Subcosta völlig fehlen; sie erwägen daher den Gedanken, ob nicht die Falten des Hymenopterenflügels auf das Tracheensystem der Nymphe zu beziehen sind.

Zu bemerken ist übrigens, daß für die Schmetterlinge bereits im Jahre 1857 (Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8, S. 326—339) der Zoologe Semper zu der Anschauung gekommen war, daß sich die Richtung und der Verlauf der Flügelrippen nicht nach den eingeschlossenen Nerven richtet, sondern daß für sie vielmehr der Verlauf der Tracheen maßgebend ist. Bereits zu einem Zeitpunkt, an dem von den Rippen selbst noch nichts zu sehen ist, geben die Tracheen deren spätere Lage wenigstens im groben an.

Zur gleichen Auffassung wie Semper, Redtenbacher und Brauer gelangte der in mancher Hinsicht etwas weitergehende Spuler (Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53, 597 bis 646. 1892). Er beobachtete, daß die Anlage der großen, definitiven Tracheenstämme beendet ist, sobald die Raupenhaut abgestreift wird, und er gewann die Überzeugung, daß die Tracheenstämme als die erste Anlage der definitiven Adern zu beurteilen sind. Spuler wählte eine etwas abgeänderte Redtenbachersche Terminologie, ohne Berücksichtigung der Ader IV und VI. Da er die Trachee in der Costalader übersah, fing er die Zählung der Hauptadern mit der Subcosta an, die er als I bezeichnet.

Die Ergebnisse der Untersuchungen an Schmetterlingen übertrugen in mehreren bedeutsamen, seither viel zitierten Arbeiten auf die übrigen Insektenordnungen Comstock und Needham (The wings of Insects. Americ. naturalist 32 und 33. 1898—1899). Diese beiden Autoren nehmen an, daß ontogenetisch der Verlauf der Adern bei tieferstehenden Formen durch die Tracheen bestimmt wird, und versuchen auf Grund morphologischer Vergleichung der Flügel der Imagines eine verläßliche Terminologie zu schaffen. Dabei bedienen sie sich für die Benennung der Hauptadern der Ausdrücke Redtenbachers. Nach Comstock und Needham fehlen allen Insekten die konkaven Adern IV und VI und es haben daher die Flügel der primitiven Insekten nur acht Adern. Sie konstruieren einen neuen hypothetischen Flügelurtyp, bei welchem folgende Adern zu unterscheiden sind, wenn man vom Flügelvorderrand anfängt: Ungegabelte Costa, Subcosta mit 2 Ästen, Radius als bemerkenswerteste Ader, mit 5 Ästen, Media mit 4 Ästen, Cubitus mit 2 Ästen und 3 ungegabelte Analadern. Dabei führen sie für die Benennung der Adern folgende Abkürzungen ein: C, Sc, R, M, Cu, A. Für die Verzweigungen übernehmen sie das Ziffernsystem Redtenbachers, wobei sie die Aderbezeichnungsabkürzung mit arabischen Ziffern kombinieren, z. B. R_1 (= erster Ast des *Radius*); R_{2+3} würde heißen, daß der 2. und 3. Ast des *Radius* (R) verschmolzen sind. Da für die Homologisierung der Adern in den niederen Insektenordnungen der Nymphenflügel viel instruktiver ist, als der der Imago, führen Comstock und Needham den Vergleich in diesem Stadium durch und zwar in dem Zeitabschnitt, in welchem die Vorläufer der Adern als schmale Streifen und die Tracheen als zarte Linien erscheinen. Die beiden Autoren leiten von der Tracheenanordnung des Nymphenflügels von *Nemura* den hypothetischen Typ, der der Aderbildung vorausgehen soll, ab. Alle Tracheen des Flügels sind nach ihnen abzuleiten von zwei an der Flügelbasis eintretenden Stämmen. Von diesen ist der erste ein Ast der dorsalen, der zweite ein Ast der ventralen Längstrachee des Thorax. Diese Äste nennen Comstock und Needham *Costoradial-* und *Cubitoanaltrachee*. Die Medialtrachee wäre ein Glied der Costoradialgruppe. Bei vielen Insekten gibt es eine *Transversaltrachee*, die die beiden Äste verbindet und mit ihnen zu einem gemeinsamen Stamm verschmilzt, aus dem alle Tracheen des Flügels entspringen. Alle Stadien dieser Tracheenentwicklung haben Comstock und Needham bei niederen Insekten nachweisen können.

Bei Trichopteren und Dipteren, bei denen der Tracheenverlauf vereinfacht ist, finden Comstock und Needham zwischen Tracheen und Adern nur unbedeutende Beziehungen; sie sind daher genötigt, ihre Betrachtungen über die Ontogenese der Flügeladern innerhalb dieser Insektengruppen lediglich auf das Studium der Imaginalflügeladerung zu begründen. Bei den Hymenopteren, bei denen die Reduktion des Tracheensystems zu einem Minimum geführt hat, finden Comstock und Needham, daß der Tracheenverlauf in keinerlei Weise zur Homologisierung der Flügeladerung herangezogen werden kann und zwar aus folgenden Gründen, die sich beim Studium der Puppenflügel von *Tremex* und *Apis* ergaben:

1. In beiden Fällen bildet die Haupttrachee, die von der Flügelbasis kommt und nach der Flügelspitze zu verläuft, eine gerade Linie im Gegensatz zum Verlauf der späteren Ader. Diese Tatsache bringen Comstock und Needham nicht mit der Flugbeanspruchung des erwachsenen Insekts in Zusammenhang, sondern erklären sie aus dem Atembedürfnis des pupalen Flügels.

2. Beim Vergleich der Puppenflügel von *Tremex* und *Apis* ergab sich, daß die mit R_s bezeichnete Ader bei *Tremex* von einer Trachee abzuleiten ist, die ein Ast des *Radius*, bei *Apis* dagegen von einer Trachee, die ein Ast der Medialtrachee ist.

3. Die Untersuchung der Flügel junger Puppen von *Apis* zeigte, daß bei diesen Insekten die Anfänge der Flügeladerung der Tracheenentwicklung vorauszugehen, und daß die Tracheen erst dann zu wachsen beginnen, wenn die Adern als blasse Linien erscheinen. Wir werden uns im folgenden mit diesen drei Punkten auseinanderzusetzen haben:

Von weiterer Bedeutung ist eine zwar zunächst den Lepidopteren geltende, aber doch auch für die Flügeladerhomologisierung der Insekten überhaupt wichtige Arbeit von Enderlein (Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* vom ontogenetischen Standpunkt. Zool. Jahrb. **16**, 571—614. 1902), der in der Richtung der Spulerschen Erkenntnis von der Bedeutung der Tracheen für die Aderentwicklung weiter ging. Er untersuchte die Beziehungen zwischen Flügel- und Körpertracheen an lebendem Material dieser Saturniide und stellte fest, daß sowohl am Vorder- wie am Hinterflügel die Adern genetisch zwei Tracheensystemen angehören, nämlich einem radialen und einem medialen Stamm. Terminologisch bediente er sich des Systems von Comstock und Needham, allerdings in etwas abgeänderter Form. Enderlein erkannte, daß die Costalader in beiden Flügeln eine Trachee beherbergt, die bis an die Spitze verläuft. Er berücksichtigte die Veränderung bei der abermaligen Gabelung des Radius und erklärte die morphologische und physiologische Bedeutung der Adern R_{4+5} und die Wanderung der Äste m_1 und m_2 nach der Radialader. „Alle Queradern sind eben genetisch Längsadern."

In der Hymenopterensystematik hat die Comstock und Needhamsche Terminologie bisher wenig Anhänger gefunden. Vielfach bedient man sich hier noch der Aderbezeichnungen, wie sie z. B. von Schmiedeknecht in „Hymenopteren Mitteleuropas" angewandt werden. Dagegen würde von Mac Gillivray (A study of the wings of the Tenthredinoidea, a superfamily of Hymenoptera. Proc. U. S. Museum **29**, 969—654. 1906), der Versuch unternommen, die Comstock-Needhamschen Ergebnisse auf die Flügeladerung der tiefstehenden Symphyten Hymenopteren anzuwenden und für diese Unterordnung eine entsprechende Terminologie auf vergleichend-morphologischer Grundlage ausgebaut. Dieser Forscher schloß sich im übrigen den Anschauungen Comstocks und Needhams auch im Hinblick auf die Nichtverwendbarkeit der Tracheen für die Ableitung der Flügeladerung an. In den Queradern fand Mac Gillivray keine Tracheen. Seine Homologisierung begründete er lediglich auf die Verhältnisse am Imaginal-

flügel. Zu dem Schema des hypothetischen Urflügels von Comstock und Needham fügt er für die Hymenopteren noch die Querader hinzu und benennt auch die so entstehenden Zellen. Ausführlich beschreibt er den Weg, auf dem seiner Ansicht nach die Reduktion der Flügeladerung der Hymenopteren vor sich gegangen sein muß. Seine phylogenetischen Schlüsse stützt er, wie erwähnt, ausschließlich auf die vergleichende Betrachtung von Imaginalflügeln.

Der Anschauung, daß Vorhandensein oder Fehlen von Tracheen in den Adern nur Zufallsbedeutung besitzen, gibt am rückhaltlosesten Ausdruck C. W. Woodworth (The wing veins of Insects. Univer. of California Public. Ser. Entomology 1, Nr. 1, S. 1—152. 1906). Zu diesem Schluß führen ihn folgende Befunde:

1. Das Lumen der Adern ist ausgebildet noch bevor sich an der betreffenden Stelle Tracheen zeigen. Wenn an einer Stelle eine Trachee sichtbar wird, noch ehe hier ein Aderlumen zu beobachten ist, so hält es Woodworth für nicht angängig, die Vermutung abzulehnen, daß hier ein Aderlumen bereits gebildet, aber nicht sichtbar zu machen sei.

2. Die Struktur des Insektenflügels mit und ohne Tracheen ist dieselbe.

3. Die Tracheen zeigen Krümmungen, die nicht mit denen der Adern zusammenfallen; außerdem haben gewisse Adern Tracheen verschiedener Herkunft.

In bezug auf die Hymenopteren erklärte Woodworth, daß deren Flügeladerung einheitlich sei, und daß die vorhandenen Verschiedenheiten nur auf Reduktionen beruhten. Mit der Aderung anderer Insektengruppen, die der Hymenopteren zu homologisieren ist, wie Woodworth richtig betont, infolge ihrer eigenartigen Entwicklung sehr schwer. Innerhalb der Hymenopteren, eine Gruppe als Stammgruppe geltend zu machen, deren Flügeladerung zu der einer anderen Insektenordnung überleiten könnte, gelang Woodworth nicht. Mit der Comstock und Needhamschen Terminologie ist er in bezug auf den Hymenopterenflügel nicht einverstanden, macht den beiden Autoren vielmehr den Vorwurf, hier den Tatsachen Gewalt angetan zu haben. Ein Verdienst Woodworths bleibt es, daß er die Medialader der Hymenopteren richtig beurteilen lehrte. Als solche betrachtet er Redtenbachers VII und Comstocks und Needhams V. Leider gab er keine klare eigene Terminologie.

Während die Hymenopteren vielfach in phylogenetischen Beziehungen zu den Dipteren gebracht werden, glaubt Woodworth auf Grund der Larvenähnlichkeit der Tenthrediniden und Schmetterlinge und der Tatsache, daß die Hymenopteren die Lepidopteren verhältnismäßig erst recht junge Insektenordnungen sind, während die Dipteren ein wesentlich höheres Alter besitzen, verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Hymenopteren und Lepidopteren konstruieren zu können. Er findet auch beim Vergleich der Aderung der Imaginalvorderflügel der Phryganeide *Chloropsyche* mit der der Hymenopteren eine Übereinstimmung in so wesentlichen Punkten, daß er annimmt, die Aderung des Hymenopterenflügels sei durch Reduktion der des Trichopterenflügels entstanden, die Hymenopteren ständen also auch zu den Trichopteren in engerer verwandtschaftlicher Beziehung.

Die Angelegenheit mußte in ein neues Fahrwasser kommen, sobald diesbezügliches paläontologisches Material gefunden wurde. Leider liegen bisher eben erst von einer einzigen Stelle Fossilfunde vor, die die Möglichkeit geben von einer neuen Seite her einen Einblick in die Aderverhältnisse zu gewinnen. Es ist das untere Perm des Kansastals. Die jetzt in der Sammlung der Yale-Universität befindlichen Stücke wurden von Tillyard untersucht. Als Tillyard an diesen Abdrücken die Lage von Sc und R längs des Stigmas verfolgte, kam er zu dem Schluß, daß hier Reste von Flügeln vorliegen, die gewisse Be-

ziehungen zu den Hymenopteren erkennen lassen. Um die Verwandtschaft mit den Hymenopteren anzudeuten, bezeichnete er deren einstige Träger als Ordnung Protohymenoptera. Tillyard versuchte auch eine neue Aderhomologisierung. Aus Gründen, die weiter unten erörtert werden sollen, glaube ich indessen, daß diese Abdrücke höchstens auf eine ganz entfernte Verwandtschaft mit Hymenopteren schließen lassen.

Eine wichtige Förderung der Frage der Entstehung der Insektenflügeladerung bedeutete eine Reihe weiterer Arbeiten Tillyards, die den Titel „The Panorpate Complex" führen. In diesen schafft ihr Verfasser für die von ihm untersuchten Insektengruppen eine auf das Studium der Puppenflügeladerung begründete Terminologie, wie sie bisher nur für die von Comstock und Needham analysierten Insekten mit nicht reduzierten Tracheen des Nymphenflügels vorhanden war.

Wie wir gesehen haben, hatten Comstock und Needham die Überzeugung gewonnen, daß bei Hymenopteren für die Aderhomologisierung der Tracheenverlauf keine Bedeutung besitzt, daß diese hier vielmehr durch Vergleich der Imaginalflügeladerung erreicht werden muß. Vorläufig hat sich für die Hymenopterenflügeladerung noch keine einheitliche Terminologie, die auf vergleichend morphologischer Grundlage aufgebaut wäre, eingebürgert, und die von den einzelnen Autoren gewählten Bezeichnungen für ein und dieselbe Ader sind oft recht verschiedene, so daß die Verwirrung zur Zeit eine recht große ist.

Die vorliegende Arbeit ist nun ein Versuch, unter Zuhilfenahme des Tracheensystems, einen Einblick in die Entstehung der Hymenopterenflügeladerung zu gewinnen und daraufhin deren Homologisierung durchzuführen.

Sie geht zurück auf eine Anregung von Herrn Dr. Bischoff, dem Kustos der Hymenopterenabteilung des Berliner zoologischen Museums, dem ich auch zahlreiche Einzelhinweise und anderweitige Unterstützung verdanke.

Material und Untersuchungstechnik.

Der Hauptteil meiner Untersuchung bildet das Studium des Puppenflügels von *Apis mellifica* L. Ich verdanke das Material hierzu Herrn Professor Armbruster, dem Leiter des Instituts für Bienenforschung in Berlin-Dahlem. Weiteres zur Laboratoriumszucht geeignetes Material, den in der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* parasitierenden *Habrobracon juglandis* Ashm., eine Braconide, und den den Brotkäfer *Sitodrepa panicea* L. befallenden *Lariophagus distinquendus* Först. erhielt ich durch Herrn Prof. Hase, dem Leiter der Abteilung für physiologische Zoologie der biolog. Reichsanstalt Berlin-Dahlem. Lebende Larven und Puppen verschiedener Crabronidengattungen und der Tenthredinide *Trichiosoma lucorum*, die die Möglichkeit gaben, sie bis zum Imaginalstadium zu beobachten, verdanke ich Herrn Dr. Bischoff, der mir auch zahlreiche lebende Imagines dieser Familien zur Untersuchung überwies. Ich habe sodann die reichhaltige Hymenopterensammlung des Berliner zoologischen Museums zum vergleichenden Studium von Imagines benutzt, unter besonderer Berücksichtigung der phylogenetisch im Vordergrund des Interesses stehenden Familien.

Bei der Untersuchung des Puppenflügels wie bei der des Imaginalflügels kam es darauf an, die Tracheen bis in ihre feinsten Verzweigungen

sichtbar zu machen. In der Regel ist dies beim Puppenflügel einfacher als beim Imaginalflügel. Wichtige Dienste leistete mir bei der Untersuchung des Puppenflügels das Arbeiten am lebenden Objekt. Es wurden zu diesem Zwecke die betreffenden Puppen auf einem Objektträger unter dem Mikroskop im durchfallenden Licht bei schwacher Vergrößerung betrachtet. Die von manchen Autoren für ähnliche Zwecke vorgeschlagene Untersuchung in Wasser bot keine Vorteile.

Die angegebene Art der Untersuchung gestattet dagegen nur, den Tracheenverlauf in den distalen Teilen des Puppenflügels mit genügender Sicherheit zu erkennen. Für die Untersuchung der proximalen Partien ist es notwendig, die Flügel vom Thorax abzutrennen, wobei es darauf ankommt, den Trennungsschnitt so nahe der Mediane des Körpers zu führen, daß Vorder- und Hinterflügel im Zusammenhang bleiben. Um den Austritt der Luft aus den Tracheen zu vermeiden, die für den Nachweis derselben von Wichtigkeit ist, führte ich den rasch zu vollziehenden trennenden Scherenschnitt stets unter Glyzerin aus. Die abgetrennten Flügel kamen dann als Glyzerinpräparat zur Untersuchung, wobei die Tracheen infolge ihres Luftgehalts als schwarze Linien erscheinen. Es ist in der Regel notwendig, dem Deckgläschen des Glyzerinpräparates eine Stütze etwa in Gestalt einer Borste zu geben, da seine Schwere sonst zu einer Zerreißung der feineren Verästelungen der Tracheen führt. Gewöhnlich erweist es sich als nötig, eine größere Anzahl von Puppenflügeln derselben Spezies zu untersuchen, da sich die Tracheen bei der Abtrennung der Flügel häufig zusammenknäueln und besonders in ihren Endverzweigungen ihre normale Lage aufgeben. Gelungene Präparate hielten sich in Glyzerin über eine Woche lang.

Zur Untersuchung des Imaginalflügels ist in allen Fällen seine Abtrennung notwendig. Lebende Tiere wurden dazu vorher mit Äther betäubt. Die Abtrennung des Imaginalflügels in Glyzerin vorzunehmen, erwies sich deshalb nicht als nötig, weil im allgemeinen der Hauptteil ihres Tracheensystems aus dem Flügel zurückgezogen ist. Die Abtrennung erfolgte daher hier einfach in der Luft. Untersucht wurde der abgetrennte Flügel dann in Wasser oder Glyzerin bei durchfallendem Licht.

Der Verfolgung der Tracheen in den proximalen Flügelteilen waren in vielen Fällen dunkle Pigmentierung, dichte Behaarung oder andere Oberflächenstrukturen, auch starke Faltenbildung hinderlich. In letzteren Fällen genügte es bisweilen, die Oberfläche zu rasieren. Zur Entfernung der Pigmente pigmentierter Adern der Ichneumoniden leistete mir Aufhellung der Flügel mit Diaphanol gute Dienste. Es erwies sich dabei als ausreichend, die Objekte 24 Stunden in dieser Flüssigkeit zu belassen. Soweit möglich, wurde schließlich durch Eröffnung und Präparation des Thorax die Verbindung zwischen Flügeltracheen und Körpertracheen untersucht.

Ferner wurden Versuche unternommen, die Tracheen nach Auspumpen der Luft unter der Luftpumpe durch Farbflüssigkeiten sichtbar zu machen, jedoch ohne Erfolg. Vielleicht ist der Grund für das Mißlingen dieser Experimente, bei denen die betäubten Hymenopteren in der Flüssigkeit lagen, ein Stigmenverschluß.

Ausgehend von dem Gedanken, daß bei entsprechendem Vorgehen — entgegen der bisherigen ungünstigen Urteile — wie bei anderen Insektenordnungen auch bei den Hymenopteren das Tracheensystem eine zuverlässige Grundlage für die Homologisierung der Flügeladern abgeben würde, untersuchte ich zunächst das Tracheensystem von Puppen- und Imaginalflügeln des mir zugänglichen Materials und ging dann zur vergleichenden Untersuchung der Flügeladerung der einzelnen Hymenopterengruppen über.

Das Tracheensystem des Puppenflügels.

1. Apis mellifica L.

a) Vorderflügel.

Puppen der Honigbiene im frühesten Stadium, d. h. noch während des Abstreifens der letzten Larvenhaut und im Verlauf des ersten Tages (wir wollen dafür der Kürze halber die Bezeichnung Stadium I einführen) halten die Flügelscheiden dem Körper stark genähert, eng an ihn angedrückt. In der für die Pupa libera charakteristischen Weise sind sie als sackartige Ausstülpungen der äußeren Körperwand abgegliedert. Im Lumen des von Hypodermiszellen ausgekleideten Sackes finden sich außer Körperflüssigkeit und Fett die den Gasaustausch im sich bildenden Flügel vermittelnden Tracheen. Die letzteren kommunizieren mit den trachealen Längsstämmen des übrigen Körpers.

Auf dem Stadium I (Abb. 1) sind die Flügelscheiden ganz glatt; sie zeigen keine Wülste und Gruben auf der Ober- und Unterseite; das Adersystem erscheint also noch nicht vorgebildet. Dagegen ist das Tracheensystem hier bis in seine kleinsten Verzweigungen entwickelt. Ohne Mühe kann man seinen Verlauf verfolgen. Von der Flügelbasis nach der Flügelspitze zu erstrecken sich drei Tracheenhauptäste, die bereits mit Luft gefüllt sind, auch wenn sich die Puppe noch in der letzten Larvenhaut befindet. Im Gegensatz dazu steht nach persönlicher Mitteilung von Herrn Dr. Bischoff eine von ihm an der Puppe von *Cemonus* gemachte Beobachtung. Dort füllten sich die Flügeltracheen erst allmählich, während des Abstreifens der Larvenhaut, wobei das Ein-

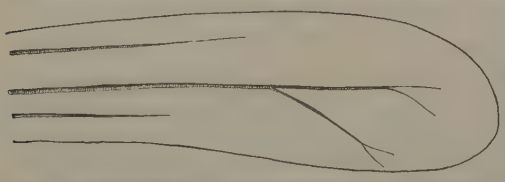


Abb. 1. Tracheensystem des Vorderflügels einer lebenden Puppe von *Apis*, Stadium I.

treten der Luft bei der Betrachtung unter den Binokular zu einem Vergleich mit steigenden Quecksilberfäden förmlich herausforderte. Der vordere und hintere der drei Tracheenstämme (Abb. 1) verlaufen etwa parallel mit dem Vorder- bzw. Hinterrand des Flügels und bleiben un-

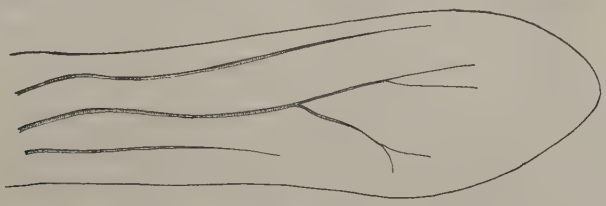


Abb. 2. Tracheensystem des Vorderflügels einer lebenden Puppe von *Apis*, Stadium II.

gegabelt. Der mittlere, die Medialtrachee, gabelt sich, nachdem er die Mitte des Flügels durchschnitten hat, in zwei Äste, von welchen jeder einzelne sich wieder aufspaltet. In diesem Entwicklungszustand haben, wie wir sehen werden, die Tracheen im Basalteil des Flügels die Lage der Hauptlängsadern. Die Äste der Medialtrachee allerdings entsprechen nicht der Imaginalflügeladerung, insofern die Gabelungsstellen hier dem Flügelrand stärker genähert sind, als beim Imaginalflügel. Bei Puppen vom Alter eines Tages, Stadium II (Abb. 2), sind entsprechend dem stärkeren Wachstum der Flügelspitze, die Gabelungsstellen vom Spitzenrande abgerückt und befinden sich jetzt mehr in der Nähe der Mitte des Flügels, wobei nun die Äste kleine Biegungen machen. Auf diese Weise werden auch die Hauptgabelungsstellen der Adern des Imaginalflügels und ihre Richtung wenigstens teilweise durch die Lage des Tracheensystems bestimmt.

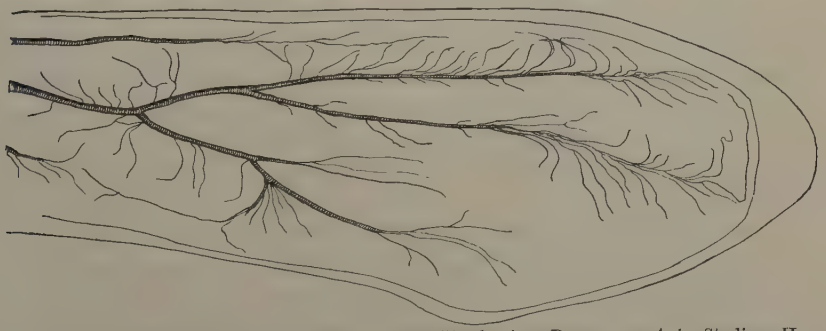


Abb. 3. Tracheensystem des präparierten Vorderflügels einer Puppe von *Apis*, Stadium II.

Sorgfältig vom Körper abgelöst und in der oben angegebenen Weise präpariert, zeigt ein Flügel des Stadiums II (Abb. 3) das Tracheensystem vollständig entwickelt. In der Spitzenhälfte des Flügels geben die Längstracheenäste in ihrer ganzen Länge zahlreiche kleine Zweige

ab. Einige von diesen beginnen, sich einander zu nähern. Diesen Veränderungen am Tracheensystem gegenüber hat die Oberfläche des Flügels ihr ursprüngliches Aussehen durchaus bewahrt. Dorsal wie ventral ist sie vollständig glatt. Die beiden Flügelmembranen sind mit ihren Innenflächen gleich weit voneinander entfernt. Das Tracheensystem flottiert frei in der im Innern des Flügels enthaltenen Flüssigkeit, läßt aber deutliche Anklänge an die erst später auftretende Aderung erkennen.

Bei Puppen im Alter von 2 Tagen, Stadium III (Abb. 4), dagegen erscheinen an der Oberfläche der Flügel zunächst nur bei geeigneter Beleuchtung sichtbar Wülste, von denen die größten in der Querrichtung verlaufen und flache Gruben einfassen. Diese Wülste, die die ersten Spuren der künftigen Flügeladern, wenigstens an der Basis des Puppenflügels darstellen, verlaufen nun in der Richtung der Tracheenstämme, die sich an diesen Stellen befinden. Es haben also die Adern bereits im Augenblick ihrer Entstehung die Lage bekommen, die sie im Imaginalflügel besitzen, wenn auch die geringe Tiefe der Gruben und die Breite der



Abb. 4. Tracheensystem des Vorderflügels einer lebenden Puppe von *Apis*, Stadium III.

Wülste die Entstehung scharfer Winkel verhindert. Im Spitzenteil des Flügels gehen die Adern und Wülste ineinander über und infolgedessen kann man ihre Grenzen nicht mehr recht unterscheiden. Dabei ist zu bemerken, daß die Flügelscheide der Puppe nicht eine bloße verkleinerte Wiedergabe des Imaginalflügels darstellt, sondern daß offensichtlich im Spitzenteil derselben die Wülste näher aneinander gerückt und auch dem Flügelrande selbst mehr genähert erscheinen, als dies bei den entsprechenden Adern des Imaginalflügels der Fall ist. Man hat den Eindruck, daß die Spitzenregion der Flügelscheide gegenüber der des Flügels der Imago gestaucht ist.

Bezeichnend für die geringe Stabilität der Gruben und Wülste ist die Tatsache, daß schon der Druck des Deckgläschens genügt, um bei einem Präparat eines Flügels von diesem Stadium diese verschwinden zu lassen (Abb. 5). Es treten dann an Stelle der Wülste blasse, unscharf begrenzte Streifen auf, die die Richtung der Tracheen haben, und die das Lumen der Adern andeuten. Die blasse Farbe dieser Linien deutet nach der Auffassung mancher Autoren daraufhin, daß zwischen den Zellen der „Adern" und denen der übrigen Teile der Hypodermis eine Differenzierung entstanden ist.

Der Zustand des Tracheensystems auf diesem Stadium ist der folgende: In die Wurzel des Vorderflügels tritt eine Trachee, wahrscheinlich ein Ast der seitlichen Dorsaltrachee des Körpers der Puppe ein, um sich sogleich in zwei Äste zu teilen, den *radialen* und *mediocubitalen*. Von letzterem dieser beiden entspringen zwei Tracheenäste, die *Medialtrachee* und die *Cubitaltrachee*. Ohne irgendwelche Gabelungen zu erfahren, verlaufen die Radial- und Cubitaltrachee nach der Flügelspitze, dem Vorder- und Hinterrande des Flügels parallel gehend. Beide Tracheen geben dabei in ihrer ganzen Länge zahlreiche, seitliche Zweige ab. Die mittlere oder Medialtrachee ist die am stärksten entwickelte des Puppenflügels von *Apis* und zwar auf Kosten der Radial- und Cubitaltrachee. Ganz richtig hat Adolph (S. 50) seinerzeit erkannt, daß sich die Trachee der Medialader „in breitester Entfaltung . . . entwickelt". Da er aber von der unglücklichen Theorie der konvexen und konkaven Falten und Linien ausging, hat er die richtige Folgerung aus seiner Beobachtung nicht gezogen, sondern vielmehr die Erklärung gewählt, die Medialader der Hymenopteren sei verloren gegangen.

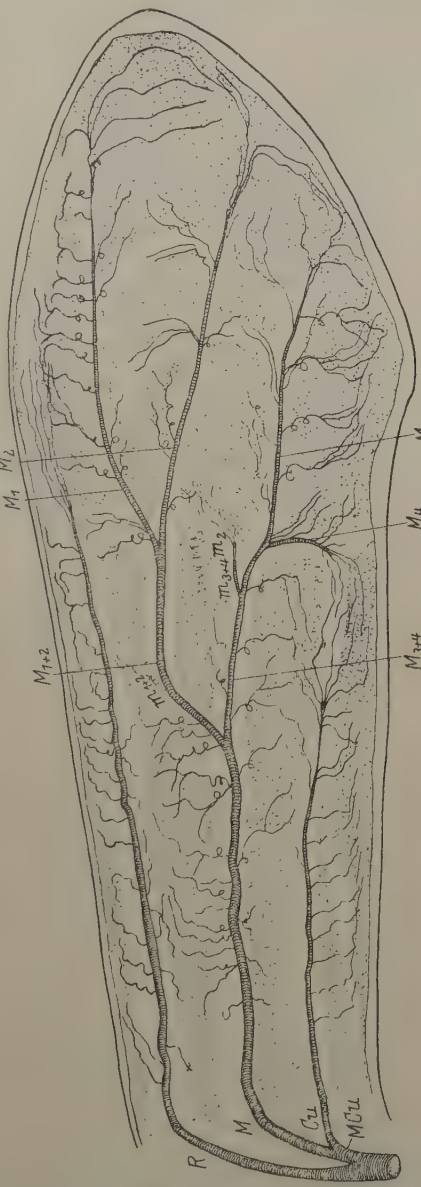


Abb. 5. Tracheensystem des präparierten Vorderflügels einer Puppe von *Apis*, Stadium III.

Die *Medialtrachee* ist bei ihrem Eintritt in den Flügel ungegabelt, läuft parallel der Radial- und Cubitaltrachee und gabelt sich erst in der Mitte des Flügels in zwei Äste: M_{1+2} und M_{3+4}. Der vordere Ast (M_{1+2}) ver-

läuft zunächst schräg nach vorn (Abb. 5), um dann im stumpfen Winkel umzubiegen, wobei er an der Umbiegungsstelle kleine Zweige, Tracheolen $m_{1\ 2}\ r$ nach der Radialtrachee hin zugibt. Dann nimmt er seine Richtung nach der Flügelspitze zu und gabelt sich nochmals in zwei Äste M_1 und M_2, geht weiter in der Richtung nach der Flügelspitze, wobei gegen den Vorderrand des Flügels hin kleine Zweige abgegeben werden, die sich untereinander und mit solchen, die von der Radialtrachee kommen, verbinden, und Schleifenwindungen beschreiben; M_2 entfernt sich im spitzen Winkel allmählich von M_1 und verläuft gleichfalls nach dem Spitzenrand zu. In der Richtung auf M_1 zu gibt sie kleine Zweige ab. Diese sammeln und biegen sich so, daß sie unter gleichzeitiger Vereinigung mit entsprechenden Zweigen von M_1 die Lage einnehmen, die später die Queradern zwischen M_1 und M_2 haben.

Der hintere Ast der ersten Gabel $M_{3\ 4}$ läßt in Richtung auf M_2 einen Zweig $m_{3-4}\ m_2$ abgehen, macht dann eine Biegung nach hinten und gabelt sich in zwei Äste, M_3 und M_4. M_3 läuft zum Flügelrand, wobei nach beiden Seiten und nach der Flügelspitze zu zahlreiche Tracheolen abgehen. Von diesen biegen sich einige so nach M_2 hin, daß sie den Queradern des Imaginalflügels zwischen M_2 und M_3 entsprechen. Die Trachee M_4 läuft nach hinten und entläßt dabei seitlich eine Anzahl von Zweigen, wobei die von ihrem Ende ausgehenden sich nach der Basis des Flügels zu richten, also rückläufig werden. Sie treten in Verbindung mit denen, die von der Cubitaltrachee kommen (Abb. 5).

Hingewiesen sei noch darauf, daß gegen den Flügelaußenrand, die Radial- und Cubitaltrachee und die Medialtracheenäste (M_1, M_2, M_3, M_4) in zahlreichen Zweigen ausstrahlen, die parallel zum Flügelaußenrand nach vorn und hinten aufeinander zu streben. Diese Ausspaltung in Randtracheolen, sowie die allgemein zu beobachtende Abgabe von Tracheolen im übrigen Flügel hängt offensichtlich mit der für die Ausbildung des Imaginalflügels nötigen Sauerstoffzufuhr zusammen.

Vom Alter von 3 Tagen an ist das Tracheensystem des Puppenflügels von *Apis* nicht mehr in der Klarheit, wie bisher zu verfolgen. Es rührt das davon her, daß infolge der Raumbeschränkung in der Puppenhülle der in die Länge und Breite wachsende Flügel gezwungen wird, sich zu falten (Abb. 6). Er legt sich in Längs- und Querfalten. Auch die Behaarung der Flügel beginnt jetzt in Erscheinung zu treten. Um das Verhalten des Tracheensystems verfolgen zu können, ist es daher nötig, den Puppenflügel abzupräparieren, und ihn auseinander zu falten. Tut man dies am Tage vor dem Ausschlüpfen, Stadium IV, so zeigt sich, daß das Tracheensystem zerrissen ist und sich größtenteils in den Basalteil des Flügels zurückzog. Allein die Radialtrachee nimmt noch ihre ursprüngliche Lage ein, ganz in Übereinstimmung mit der normal geschlüpften Imago. Die Ursache dieser Erscheinung hat man

zweifellos darin zu sehen, daß die Tracheen der Streckung des Flügels während des Wachstums nicht zu folgen vermögen.

Durch diese Faltung des Flügels in der Flügelscheide der Puppe, werden auch die bereits erwähnten, blassen Streifen, die sich allmählich

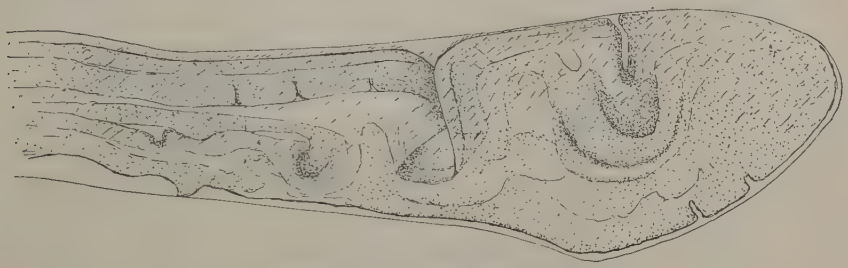


Abb. 6. Gefalteter Vorderflügel einer Puppe von *Apis*.

zu den Adern entwickeln, mitverlagert, da sie Kutikularbildungen darstellen. Die Differenzierung der Adern erfolgt dabei von sich gegenüberstehenden Zellen der dorsalen und ventralen Flügelmembran. Entsprechend dem Wachstum der Flügel und der fortschreitenden Ausbildung der Adern wachsen diese in die Dicke und Länge. Mit dem Augenblick des Ausschlüpfens glätten sich die Falten des Flügels. Die beiden Flügelmembranen haben sich nunmehr dicht aufeinander gelegt. Um sie zu trennen, wendet man am besten Kalilauge an. Die Adern, die der Hauptsache nach eine rinnenförmige Differenzierung der unteren Flügelmembran darstellen, sind durch die Annäherung der oberen Flügelmembran zu Röhren geworden, die sich von der Flügelmembran durch ihre

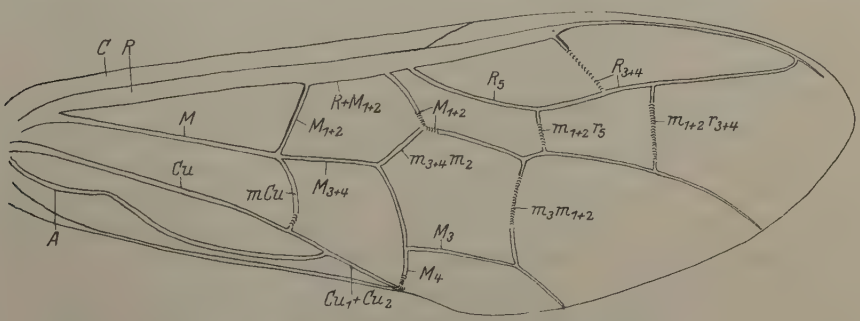


Abb. 7. Vorderflügeladerung einer Imago von *Trichiosoma*.

größere Festigkeit und stärkere Pigmentation unterscheiden. Auch enthalten sie Körperflüssigkeit, die im Hohlraum der Adern als letzten Rest des ursprünglichen Lumens des pupalen Flügelsackes zurückgeblieben ist. Spuren der ursprünglichen Querfaltung der Queradern des Imaginalflügels sind regelmäßig zu beobachten (Abb. 7) und fallen als

scheinbare Unterbrechungen in dieser Ader auf. Im ersten Augenblick erinnern sie an die Spiralstruktur von Tracheen. In der Tat hat gerade dieses Verhalten zu der falschen Deutung Anlaß gegeben, die Adern wären modifizierte Tracheen.

b) Hinterflügel.

Dieselbe Entwicklung, die wir beim Tracheensystem des Vorderflügels der Honigbiene kennen lernen, finden wir auch bei deren Hinterflügel. Die 2 Tage alte Puppe (Stadium III) zeigt folgende Anordnung des Tracheensystems des Hinterflügels (Abb. 8). Im Basalteil des Flügels tritt eine Haupttrachee auf, von der die Radial- und Mediocubitaltrachee entspringen. Von der Mediocubitaltrachee nehmen die Medial- und Cubitaltrachee ihren Ursprung. Es sind also drei Haupttracheenäste nachzuweisen. Radialtrachee, Medialtrachee und Cubitaltrachee.



Abb. 8. Tracheensystem des präparierten Hinterflügels einer Puppe von *Apis*, Stadium III.

Radial- und Medialtrachee sind ungegabelt und gehen mit dem Vorder- bzw. Hinterrand des Flügels parallel. Sie strahlen in viele Tracheolen aus. Die Medialtrachee teilt sich dagegen in der Mitte des Flügels in zwei Äste: M_{1+2} und M_{3+4}. Erstere setzt im ganzen die Richtung der Haupttrachee fort, richtet sich nach der Flügelspitze und erreicht sie. Auch diese Trachee strahlt in der Flügelspitze eine Anzahl kleiner Tracheolen aus. Der Ast M_{3+4} zieht nach dem Hinterrand des Flügels und entsendet gleichfalls viele kleine Zweige.

2. Der Puppenflügel anderer Aculeaten.

Lage und Form des Tracheensystems der Puppenflügel stimmen, wie es scheint, bei allen Aculeaten weitgehend überein. Besonders zeigen die wichtigen Gabelungsverhältnisse der Medialtrachee große Beständigkeit. Die Übereinstimmung geht so weit, daß eine ausführliche Darlegung der von mir untersuchten Tracheen des Puppenvorder- und -hinterflügels von *Vespa germanica* L., *Trypoxylon figulus* L. (Abb. 9), *Pemphrodon* spec. (Abb. 10) nur eine Wiederholung der von *Apis* geschilderten Verhältnisse bedeuten würde. Ich beschränke mich daher,

auf meine Figuren hinzuweisen. Die gleiche Übereinstimmung stellte Herr Dr. Bischoff nach noch unveröffentlichten, mir freundlicherweise zur Verfügung gestellten Untersuchungen auch für *Osmia*, *Crabro*, *Cemonus* (Abb. 11), *Trypoxylon* und *Odynerus* fest.

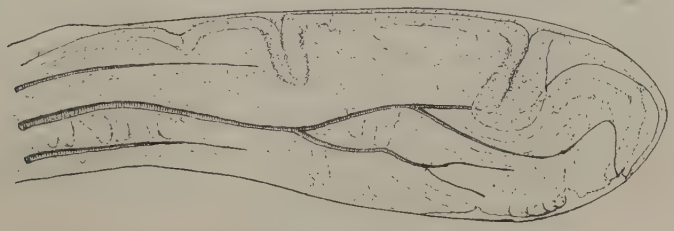


Abb. 9. Gefaltete Vorderflügel einer Puppe von *Trypoxylon*.



Abb. 10. Vorderflügel einer lebenden, jungen Puppe von *Trypoxylon*.



Abb. 11. Tracheensystem des Vorderflügels einer lebenden, jungen Puppe von *Cemonus*.

3. Trichiosoma lucorum L.

Etwas verwickelter, als bei *Apis* und den anderen Aculeaten erweist sich das Tracheensystem von *Trichiosoma* (Abb. 12). Leider hatte ich hiervon nur eine einzige Puppe zur Verfügung, die bis ins Imaginalstadium hinein verfolgt werden mußte. Es durfte also eine Präparation der Puppenflügel nicht vorgenommen werden. Die Tracheen konnten daher nur am lebenden Tier betrachtet werden. Aus dem gleichen Grunde mußte auch eine Untersuchung der Tracheen des Hinterflügels unterbleiben. Ungeachtet dieser Umstände erwies die Tracheenuntersuchung gerade hier bemerkenswerte Verhältnisse.

Das hier geschilderte Stadium (Abb. 12) der Flügelentwicklung entspricht einem Alter der Puppe, die als Larve in meinen Besitz kam, von

6 Tagen. Auf der Oberfläche des Flügels sind die Wülste und Gruben wenigstens zum Teil so gut erkennbar, daß es leicht ist, sie mit den entsprechenden Adern und Zellen des Imaginalflügels in Beziehung zu setzen. Ich will daher hier diese Wülste und Gruben mit den für die Adern und Zellen gebräuchlichen Bezeichnungen belegen. Ganz wie bei *Apis* werden freilich auch hier infolge der Breite der Wülste und der geringen Tiefe der Gruben die Entstehung scharfer Winkel verhindert.

Beginnen wir am Vorderrand, so können wir in der proximalen Hälfte des Flügels vier Längswülste unterscheiden, die R-, M-, Cub.- und A-Adern entsprechen. Ein Wulst, der der Costalader entspricht, fehlt hier. In der Spitzenhälfte des Flügels gehen Gruben und Wülste ineinander über, immerhin kann man einige Zellen unterscheiden.

Vom Tracheensystem sind auf diesem Stadium im Puppenflügel von *Trichiosoma* vier Längsstämme entwickelt. Parallel dem Vorderrand des Flügels finden wir die Costaltrachee, die einästig und in ihrem Ver-

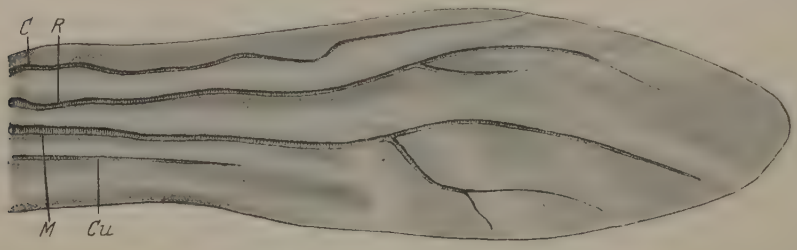


Abb. 12. Tracheensystem des Puppenvorderflügels von *Trichiosoma*.

lauf spiralig gekrümmt ist. Die Spitze des Flügels erreicht sie nicht. Die folgende Trachee ist die Radialtrachee, die der Costa parallel läuft und sich, wenn sie die Flügelmitte überschritten hat, in zwei Äste gabelt, die hier zunächst unbenannt bleiben sollen. Der erste dieser zwei Äste läuft parallel dem Vorderrande des Flügels, um beinahe dessen Spitze zu erreichen. Der zweite Ast ist kürzer. Als dritte Längstrachee folgt die Medialtrachee, die sich fast in der Mitte des Flügels in zwei Äste gabelt. Der vordere Ast läuft nach der Flügelspitze zu, dem Medialwulst, den wir an dieser Stelle finden, folgend. Dieser Ast erreicht die Flügelspitze. Der hintere Ast begibt sich nach dem Hinterrand des Flügels, biegt etwas nach hinten, wobei er den Wülsten folgt, und gabelt sich dann in zwei Äste, die den Medialwülsten M_3 und M_4 entsprechen. Der letzte Tracheenstamm ist die Cubitaltrachee, die der Medialtrachee parallel läuft.

Unzweifelhaft hätte die Untersuchung des Puppenflügels von *Trichiosoma* nach Präparation, die aus dem angegebenen Grunde nicht vorgenommen werden konnte, noch feinere Verzweigungen erkennen lassen.

Auch ist beim Vergleich mit der Abbildung zu bedenken, daß die Wölbung des Puppenflügels, sowie sein weites Lumen bei der Untersuchung des lebenden Tieres eine gewisse optische Verziehung bewirkt. Nur eine Folge dieser ist es, wie mir das Studium der gleichen Verhältnisse bei Aculeaten mit genügender Sicherheit gezeigt hat, daß die Tracheen nicht völlig mit den entsprechenden Wülsten zusammenfallen. Daß den von mir bei der *Trichiosoma*-Puppe vorgefundenen Verhältnissen allgemeinere Geltung zukommt, ergab die Untersuchung von Imagines anderer Symphyten Hymenopteren, die auch im Imaginalzustande in den Flügeln ein vollentwickeltes Flügeltracheensystem besitzen.

Das Tracheensystem des Imaginalflügels.

1. Allgemeines.

Wie bereits mehrfach erwähnt, zieht sich bei der Entfaltung des Flügels und zwar des Vorder- wie des Hinterflügels im Augenblick des Ausschlüpfens der jungen Imago aus der Puppenhülle das Tracheensystem bei der großen Mehrzahl aller Hymenopteren aus dem Flügel zurück. Nur die Radialtrachee bleibt häufig als Ganzes oder wenigstens zum Teil in ihrer Lage erhalten. So fand ich eine vollständig erhaltene Radialtrachee bei allen von mir untersuchten Imagines von *Trypoxylon*. Eine teilweise erhaltene Radialtrachee beobachtete ich bei *Arge rosae*.

2. Siricidae.

Hin und wieder beobachtet man ein in großer Ausdehnung erhaltenes Tracheennetz im Imaginalflügel. Das scheint ohne Ausnahme bei den Siriciden im engeren Sinne der Fall zu sein. Außerdem ist es bei *Orussus* stets nachweisbar, wenn auch die distalen Teile sich etwas zurückgezogen haben. Bei frisch ausgeschlüpften Individuen mancher Chalcididen und Braconiden (*Lariophagus* und *Habrobracon*) war es in einer Ausbildung vorhanden, die den Verhältnissen in der Puppe entspricht oder wenigstens nahekommt.

Recht auffallend ist das Tracheensystem im Imaginalflügel einiger Ophioninen, wo es in einem abweichenden Verlauf uns entgegentritt. Eine starke Verdunkelung der Adern verhindert in vielen Fällen eine deutliche Sichtbarkeit der in ihnen befindlichen Tracheen zur Aufhellung konnte in einigen Fällen mit Erfolg Diaphanol angewandt werden.

3. Tremex.

Am eingehendsten wurden von mir die Verhältnisse am Flügel von *Tremex* untersucht (Abb. 13).

a) Vorderflügel.

Hier treten in die Flügelbasis zwei Tracheenhauptäste ein, von denen ich dem ersteren, den Namen *Costoradial* (CR), dem zweiten (hinteren)

den Namen *Medioanal*(MA)-Ast gebe. Von diesen beiden Ästen entspringen alle Tracheen, die wir im Vorderflügel von *Tremex* finden.

Vom *costoradialen Vorderflügelstamm* nehmen zwei Äste: *Costa* und *Radius* ihren Ursprung. Die *Costa* (C) ist ungegabelt und in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Schmetterlingen überhaupt den meisten Insekten kräftig entwickelt. Sie nimmt ihren Platz entlang des Vorderrandes des Flügels ein und endet in der Umgebung des Stigmas. In der Richtung auf den Radius zu gibt sie zahlreiche Tracheolen ab. Eine Subcostaltrachee und Ader fehlt den Siriciden.

Die *Radialtrachee* (R) ist der zweite Ast der Costoradialtrachee. Nach ihrem Abgang von der Costa läuft sie zuerst parallel zu dieser, um sich dann auf eine kurze Strecke von ihr weg zu krümmen, eine Krümmung, die für die morphologische Besonderheit dieses Teiles des Hymenopterenflügels Bedeutung besitzt, insbesondere für die richtige Beurteilung der entsprechenden Ader bei anderen symphyten Hymenopteren, die in der Literatur entweder mit dem indifferenten Namen „Intercostalader" oder z. B. bei Max Gillivray als Subcosta bezeichnet wird.

Nach dieser Krümmung zieht die Radialtrachee wieder parallel der Costa und dem Vorderrand des Flügels entlang, und gabelt sich dann in der distalen Flügelhälfte mehrfach. Die erste Gabelung vollzieht sich in der Gegend des Stigmas. Der vordere Ast R_1 geht dabei zum vorderen Rand des Flügels. Die Abzweigungsstelle befindet sich etwa in der Flügelgegend, die vom Ende der *Costa* erreicht wird, deren Richtung R_1 dann fortsetzt. Der hintere Ast — *Radialsektor* (R_s) — ist gewissermaßen eine Fortsetzung der Hauptradialtrachee; er erstreckt sich nach der Flügelspitze zu. Bevor der Radialsektor die letzte Querader erreicht, gabelt er sich und der vordere Ast dieser Gabelung, R_2, der parallel R_1 geht, läuft auf die Flügelspitze zu. Der zweite Ast R_{3+4} liegt zunächst dem Vorderast dicht an. Nachher biegt er nach hinten um, dabei der letzten Querader folgend, bis zur nächsten Längsader, dann diese flügelspitzenwärts begleitend. Er gabelt sich auf diesem Wege bei *Paururus* in zwei eng nebeneinander verlaufende Zweige, die nur R_3 und R_4 sein können.

Als eine auffällige Anomalie sehen wir von der Radialtrachee im Bereich des Zwischenraumes zwischen den beiden ersten Queradern einen Ast abgehen, der zunächst der Radialtrachee eng angeschmiegt bleibt, dann nach unten abbiegt und der Längsader folgt bis zur Umbiegungsstelle von R_{3+4}. Auch das Verständnis dieser Tracheenäste ist von großer Bedeutung für die richtige Beurteilung der Aderverhältnisse des Hymenopterenflügels. Wie wir bei der Besprechung der Puppenflügeltracheen von *Apis* sahen (Abb. 5), gabelt sich die Radialtrachee dort nicht. An Stelle des eben erörterten „anomalen" Astes

fanden wir dort einen vom folgenden Tracheenhauptstamm kommenden Zweig. Dieser Umstand, daß also eine und dieselbe Ader von verschiedenen Tracheen her versorgt werden kann, hat COMSTOCK und NEEDHAM die Flügeladerhomologisierung sehr erschwert und sie zur Ablehnung der Benutzung der Tracheen als Hilfsmittel der Homologisierung geführt. Dem in Rede stehenden Tracheenast von *Tremex* gebe ich die Bezeichnung R_5.

Medioanaler Vorderflügelstamm:

Von dieser Trachee der Flügelwurzel entspringen drei Haupttracheenäste: *Media* (*M*), *Cubitus* (*Cu*) und *Analis* (*A*) (Abb. 13). *Media* und *Cubitus* haben eine gemeinsame Wurzel, während die *Analis* gesondert ein Stück weiter hinten entspringt. Die Wanderung der Media vom ersten zum zweiten Tracheenstamm der Flügelwurzel, die wir jetzt als *Medioanal*-Stamm bezeichnen, von dem sie die erste Trachee ist,

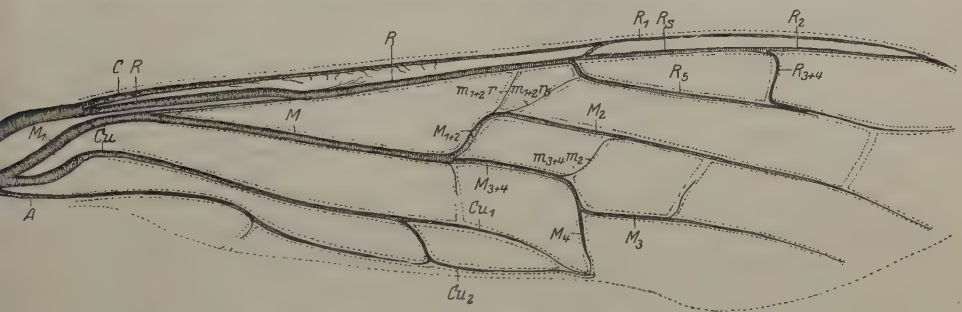


Abb. 13. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago von *Tremex*.

bedeutet unzweifelhaft einen der größten Schritte des Spezialisierungsvorganges des Tracheensystems des Hymenopterenflügels. Daß es sich hier wirklich um die Media handelt, haben mir die im folgenden auszuführenden Untersuchungen der Puppen und Imaginaltracheensysteme überzeugend gezeigt.

Nach ihrer Trennung vom Cubitus verläuft die Media in der Richtung nach dem Radius zu, macht ein Knie und zieht nun sich allmählich vom Radius entfernend flügelspitzenwärts. An der Stelle der Krümmung gibt sie einen Zweig ab, der parallel mit dem Radius verläuft und unweit dessen erörterter Krümmung endet. Dieser Tracheenzweig ist von COMSTOCK und NEEDHAM als reduzierte *Media* betrachtet worden. Die Haupt-Medialtrachee, die im Flügel von *Tremex* am stärksten entwickelt ist, werden wir als *M* bezeichnen. Diese Trachee entfernt sich nach ihrem Eintreten in den Flügel allmählich von der Radialtrachee und gabelt sich in der Nähe der Flügelmitte in zwei Äste, M_{1+2} und M_{3+4}. Anfangs liegen die beiden Äste dicht nebeneinander, dann richtet sich M_{1+2} nach vorn und gibt zwei Zweige ab, von denen der erste m_{1+2} *r R*

zustrebt, während der andere $m_{1+2}\, r_5$ nach R_5 verläuft; $m_{1+2}\, r_5$ könnte auch als schwach entwickelte M_1 aufgefaßt werden. An der Stelle, wo M_{1+2} diese beiden Äste abgibt, biegt sie um und verläuft als M_2 nun in der Richtung auf den Spitzenrand zu. Der hintere Ast M_{3+4} setzt zuerst die Richtung der Haupttrachee fort und macht dann zwei Biegungen nach hinten und nach dem Flügelspitzenrand. Bei der ersten Biegungsstelle entsendet er einen kleinen Zweig $m_{3+4}\, m_2$ in der Richtung nach M_2. An der zweiten Biegungsstelle gabelt sich M_{3+4} in die beiden Äste: M_3, die nach dem Flügelspitzenrand geht, und M_4, die nach dem Flügelhinterrand zu ausläuft, um in der Nähe der Enden der beiden Cubitusäste, die dicht nebeneinander verlaufen, aufzuhören.

Der zweite Ast der Mediokubitaltrachee ist die *Cubitaltrachee.* Nach ihrer Abzweigung von der Medialtrachee macht sie noch im Bereich der Flügelwurzel eine Krümmung, die der der Medialtrachee entgegengesetzt ist, richtet sich aber dann wieder nach vorn, tritt in die Flügelmembran und verläuft fast parallel der Medialtrachee. Kurz vor der Stelle, wo sich die Medialtrachee gabelt, gabelt sich auch die Cubitaltrachee in zwei Äste Cu_1 und Cu_2. Von diesen setzt Cu_1 die Richtung der Hauptcubitaltrachee fort und begibt sich so allmählich an den Hinterrand des Flügels, wo sie sich mit Cu_2 trifft, neben der sie dann eine Strecke unmittelbar entlang läuft bis zu der Endstelle von M_4. Cu_2 zieht nach ihrem Abgang von Cu_1 nach hinten zum Flügelhinterrand. Bevor sie an diesem spitzenwärts entlang läuft, entläßt sie in der Richtung nach der Basis des Flügels einen kleinen Zweig, der sich dem Ende der Analtrachee nähert. Gelegentlich entsendet Cu_1 noch einen kleinen überzähligen Zweig nach dem Hinterrand des Flügels, der sich gleichfalls in die Nähe von Cu_2 begibt und dem dann als Abnormität eine überzählige Ader entspricht. Die *Analtrachee* geht von der Medioanaltrachee ab, bevor Media und Cubitus sich getrennt haben; nach ihrem Eintritt in die Flügelmembran verläuft sie etwa parallel der Cubitaltrachee, gibt etwa in der Hälfte ihrer Länge hinterrandwärts einen kleinen Zweig ab und läuft dann selbst am Flügelhinterrand entlang.

b) Hinterflügel.

Wie beim Vorderflügel treten auch in die Basis des Hinterflügels zwei Tracheenhauptäste ein: *Costoradial-* und *Medioanalast.* Von diesen beiden Ästen entspringen alle Tracheen, die wir im Hinterflügel von *Tremex* finden (Abb. 14). Vom *Costorodialstamm* nehmen zwei Äste, *Costal-* und *Radialtrachee* ihren Ursprung. Erstere nimmt den Proximalteil des Flügelvorderrandes ein. Die *Radialtrachee* verläuft nach ihrem Abgang von der Costaltrachee dieser zunächst parallel, um unweit der Stelle, an der die Costaltrachee aufhört, den Ast R_5, zu entsenden, der die Flügelspitze erreicht. Nach Abgabe dieses Astes verläuft die Radial-

trachee, in dem sie sich nach vorn wendet und den distalen Vorderrand des Flügels einnimmt. Die Flügelspitze erreicht sie nicht. Bei der Reduktion, die Aderung und Tracheensystem in diesem Teil des Hinter-

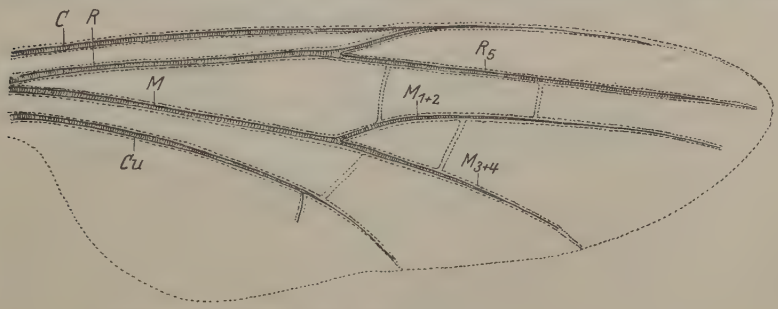


Abb. 14. Tracheensystem des Hinterflügels einer Imago von *Tremex*.

flügels erfahren haben, ist es ungewiß, welchem Radialast bzw. welchen Ästen die betreffende Trachee und Ader entsprechen.

Medioanalstamm.

Von diesem Stamm entspringen in der Flügelwurzel zwei Haupttracheenäste: Medial- und Cubitaltrachee. Der kleine Ast, den ich im Vorderflügel an der Basis der Medialtrachee feststellen konnte, vermochte ich im Hinterflügel nicht aufzufinden. Der Abbildung nach, die Comstock und Needham vom Tracheensystem des Puppenflügels von *Tremex* gegeben haben, zu urteilen, ist dieser Ast jedoch in der Puppe vorhanden. Die Hauptmedialtrachee teilt sich in der Mitte des Flügels in zwei Äste, M_{1+2} und M_{3+4}, die sich nach der Flügelspitze wenden. Die Cubitaltrachee ist ungegabelt und erreicht unter einer schwachen Biegung den Hinterrand des Flügels.

4. Andere Siriciden.

Bei den Siriciden *Sirex* (z. B. *Sirex gigas*), *Xeris* (*Xeris spectrum*) und *Paururus* (*P. juvencus*) fand ich die Tracheen und Aderverhältnisse derart übereinstimmend mit denen vom *Tremex*, daß ich von einer Darstellung derselben absehe.

5. Orussidae.

Die in ihrer systematischen Stellung umstrittene Gattung *Orussus* (Abb. 15) enthält im Vorderflügel drei Längstracheen, von denen die erste als Radius, die zweite als Media, die dritte als Cubitus aufgefaßt werden können. Der Radius läuft parallel zum Vorderrand des Flügels, umfaßt das Pterostigma und gibt an diesen R_5 ab. Bemerkenswert ist, daß sich hier die Tracheen im Imaginalflügel leicht aus den Adern entfernen und dann frei zwischen den Flügelmembranen liegen. Ob diese

Erscheinung bereits am lebenden Tier auftritt, vermag ich nicht zu entscheiden. Die Medialtrachee entsendet gegen den Radius M_{1+2}, nähert sich ihm dabei stark und zeigt gewöhnlich dort viele gedrängte

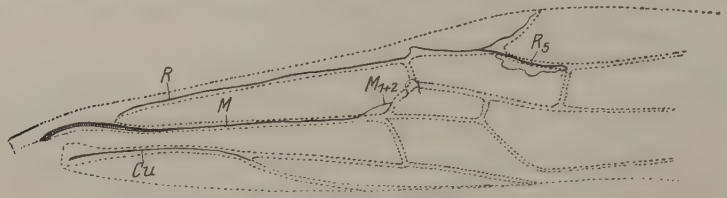


Abb. 15. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago von *Orussus*.

Schleifenwindungen. Gelegentlich ist auch M_{3+4} erkennbar. Die Cubitaltrachee zeigt keine Gabelung.

6. Braconidae.

Verglichen mit dem Tracheensystem der Siriciden erscheint das des Braconidenimaginalflügels beträchtlich reduziert. Auch fand ich die *Cubitaltrachee* regelmäßig aus der Flügelmembran zurückgezogen. Der folgenden Betrachtung liegen die Verhältnisse zugrunde, wie ich sie bei frisch ausgeschlüpften Exemplaren von *Habrobracon juglandis* Aschm. (Abb. 16) am Vorderflügel beobachtete. Aus dem Hinterflügel werden die Tracheen beim Ausschlüpfen der Imago zurückgezogen. Da die *Costaltrachee* hier völlig verschwunden ist, wird ihre Stelle von der *Radialtrachee* eingenommen, die somit den Vorderrand des Braconidenflügels versorgt. Beim Erreichen des Stigmas verläuft sie an dessen Hinterrand entlang, um kurz vor dessen Spitze aufzuhören. Ihre sämtlichen Äste sind verschwunden mit Ausnahme von R_5, der in der Mitte des Stigmas abgeht und sich nach der Flügelspitze zu richtet.



Abb. 16. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago von *Habrobracon juglandis*.

Die *Medialtrachee* hat dieselbe Lage, wie bei den Siriciden. Leider ließen sich bei *Habrobracon* ihre Äste nicht bis zu ihren Enden verfolgen. An Ästen finden sich M_{1+2} und M_{3+4}. Da wir bei den aculeaten Hymenopteren gesehen haben, daß dort R_5 auf Kosten von M_1 rückgebildet ist, bei *Habrobracon* aber R_5 eine starke Entwicklung zeigt, glaube ich annehmen zu dürfen, daß der vordere Ast der Medialtrachee bei *Habro-*

bracon hauptsächlich als M_2 anzusprechen ist. Auch eine Cubitaltrachee habe ich nicht gesehen, so daß ich annehmen muß, daß sich dieselbe im Imaginalstadium zurückzieht. Bei den meisten Exemplaren der *Habrobracon*-Imagines vermißte ich übrigens auch die Medialtrachee.

7. Ichneumonidae.

Gegenüber dem oben beschriebenen Tracheenverlauf im Imaginalflügel von *Tremex* finden wir bei Ichneumoniden gänzlich abweichende Verhältnisse. Dies tritt besonders dann hervor, wenn das Tracheennetz in der ganzen Ausdehnung erhalten ist, wie dies für manche große *Ophioninen* zutrifft (z. B. *Allocamptus* und Verwandte; Abb. 17), die deswegen hier als Beispiel gewählt werden. Am Vorderrand des Flügels verläuft die Costaltrachee ähnlich wie bei *Tremex*. Der wichtigste Unterschied besteht darin, daß die Medialtrachee zu einem großen Teil mit der Radialtrachee verschmilzt. Den der Subcosta parallel ver-



Abb. 17. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago der Ichneumonidae (Ophioninen).

laufenden Tracheenstamm müssen wir also als $R+M$ bezeichnen. Vor dem Pterostigma entspringt aus dieser Haupttrachee ein Ast, der schräg nach hinten basalwärts verläuft und damit der sogenannten „Basalader" (i. d. Terminologie Schmiedeknechts) folgt. Später biegt diese Trachee unter spitzem Winkel um und zieht distalwärts. An der Biegungsstelle gibt sie zwei Äste ab, von denen der eine rücklaufend ist und schließlich die Flügelbasis fast erreicht. Der andere Ast läuft durch die als „Nervulus" in der Ichneumonidensystematik eine Rolle spielende Ader, biegt dann distalwärts und folgt der durch den Vergleich mit *Tremex* als Cubitalader zu bezeichnenden Ader in deren distalen Teil. In ihrem distal gerichteten Verlauf gibt die Medialtrachee schräg nach vorn einen Zweig ab, der eine Strecke weit die „Discocubitalader" durchzieht. Hinter dem Ursprung dieses Tracheenastes gabelt sich die Medialtrachee nochmals, indem sie einen Zweig, der M_3 entsprechen würde, in den „Nervus parallelus" entsendet. Der hintere Ast (M_4) läuft auf den Hinterrand zu und unweit desselben dann distalwärts diesem parallel. An der Stelle, wo er sich distalwärts umbiegt, entläßt er einen kleinen

Zweig, der der Flügelbasis zustrebt. Nach Abgabe des als Media aufzufassenden Tracheenzweiges verläuft die nunmehr isolierte Radialtrachee im Bereich des Pterostigmas zunächst parallel zum Flügelvorderrand, verläßt dann aber das Pterostigma, um sich in einer Richtung, die R_5 bei *Tremex* entspricht, fortzusetzen. Vorher hat sie einen Ast abgegeben, der am Hinterrand des Pterostigmas sich entlang zieht und den Flügelvorderrand eine Strecke weit begleitet. Die Trachee R_5 gabelt sich mehrfach und versorgt sämtliche Adern des Apikalteils des Flügels, dabei auch einen rückläufigen Ast in die „Discocubitalader" hineinsendend, der dort den Zweig der Medialtrachee erreicht.

8. Chalcididae.

Die Aderung des Chalcididenflügels ist außerordentlich weitgehend reduziert und beschränkt sich nur auf eine einzige gegabelte Ader, die unweit des Vorderrandes und später an diesem entlang läuft. Aus un-



Abb. 18. Tracheensystem des Vorderflügels einer Imago von *Lariophagus*.

deutlichen Linien, die stellenweise an der Lagerung der Flügelbehaarung erkannt werden können, kann man auf einige verschwundene Adern schließen.

Das Tracheensystem, wie es noch im Imaginalflügel eines frisch ausgeschlüpften *Lariophagus* zu sehen ist, gibt einige weitere Anhaltspunkte. Trotzdem ist es aber nicht möglich, die einzelnen Tracheen mit Sicherheit zu deuten. Ich muß daher hier mich darauf beschränken, lediglich den Verlauf zu beschreiben (Abb. 18).

Die in die Vorderrandader eintretende Trachee folgt dieser und gabelt sich später, wobei sie einen Ast, der wohl R entsprechen dürfte, in den „Postmarginalnerv" längs des Vorderrandes entsendet. Der andere dürfte R_5 entsprechen, der die in der Aderungsterminologie des Chalcididenflügels als Radius bezeichnete Ader durchzieht und sich über diese hinaus in der Richtung auf die Flügelspitze zu verlängert.

Der zweite Tracheenstamm, der in den Chalcididenflügel eintritt, nimmt unabhängig von bestimmten Adern oder höchstens in einer gewissen Abhängigkeit von den Spuren solcher seinen Verlauf. Er gabelt sich in zwei Äste, von denen der vordere nochmals gegabelt ist.

Das Verhältnis des Tracheensystems zur Flügeladerung.

Comstock und Needham haben bereits im Jahre 1898 eine Darstellung der Aderung des Hymenopterenflügels nach der von ihnen auf Grund vergleichender morphologischer Studien gewonnenen Terminologie gegeben. Vergleichende Untersuchungen des Tracheensystems im Puppenflügel von *Tremex* und *Apis* ließen sie zu der Überzeugung kommen, daß die Flügeladerung nicht ohne weiteres in Beziehungen zum Tracheenverlauf zu bringen sei, da Adern, die nach ihrer Ansicht homolog waren, von Tracheen verschiedener Herkunft versorgt werden. Demnach kann nach ihrer Auffassung das Tracheennetz nicht zur Homologisierung der Adern herangezogen werden. Außerdem zeigen die Tracheen im Imaginalflügel oft starke Abbiegungen von den Hauptstämmen, die sie in der Flügelanlage der Puppe nicht aufweisen. Erst nachdem die Flügeladern angelegt sind und als blasse Bänder erscheinen, sollen die Tracheen von der Flügelbasis her in diese hineinwachsen. Schließlich

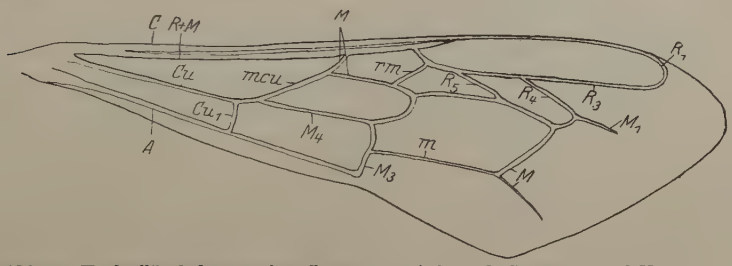


Abb. 19. Vorderflügeladerung einer Imago von *Apis* nach Comstock und Needham.

soll die Flügeladerung mancher tiefstehender Hymenopteren noch eine derartige sein, daß die Homologisierung mit den Adern des hypothetischen Typs der Flügeladerung der Insekten überhaupt möglich sei. Sie selbst geben daraufhin die Abbildung eines Imaginalflügels von *Apis*, in der sie die Aderbezeichnungen nach ihrem System eintragen (Abb. 19). Aufgenommen wurden diese Aderbezeichnungen durch Mac Gillivray, der nun seinerseits für die Symphyten, also tiefstehenden Hymenopteren ausführlich die Änderungen untersuchte, die das Adernetz in dieser Unterordnung der Hymenopteren erfährt und durch zahlreiche Abbildungen seine Darstellungen begleitete. Eine Nachprüfung der Grundlagen, die Comstock und Needham dazu geführt hatten, die ontogenetische Untersuchung der Flügeladerung für die Homologisierung der Adern abzulehnen, wurde nicht unternommen. In der Folgezeit wurde dann mehrfach, besonders von amerikanischen Autoren die Comstock-Needhamsche Methode angenommen und auch auf die akuleaten Hymenopteren angewandt. Als Beispiel hierfür möge die Abbildung eines Vespidenflügels (Abb. 20) nach Bradley mit der von ihm gebrauchten Terminologie dienen. Woodworth, der sich bezüglich der Deutung der

Aderung des Hymenopterenflügels Comstock und Needham nicht anschließt, gibt leider keine eingehendere Darstellung seiner Auffassung.

Neuerdings (1924) hat nun Tillyard auf Grund paläontologischen Materials eine etwas andere Deutung der Adern des Hymenopteren-

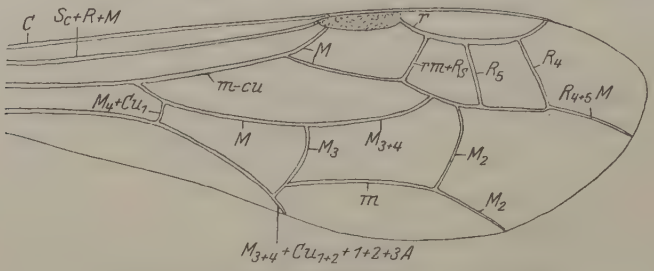


Abb. 20. Aderung eines Vespidenflügels — nach Bradley.

flügels versucht. Die betreffenden Fossilien stammen aus dem Perm von Kansas und sollen nach ihm Vertretern einer besonderen Ordnung *Protohymenoptera* angehört haben, die gewisse Beziehungen zu den Hymenopteren besessen hat. Er überträgt die aus der Aderung der Protohymenoptera erkannten Verhältnisse auf tiefstehende rezente Formen. Seine Auffassung ist in Abb. 21 niedergelegt.

Wie oben bereits bei der Besprechung des Tracheenverlaufs im Puppenflügel von *Apis* (Stadium I) auseinandergesetzt wurde, besteht das Tracheensystem bereits, ehe Adern sichtbar werden. Es wäre somit die Möglichkeit gegeben, daß die Tracheen in ihrem Verlauf das primäre darstellen könnten, die Adern aber in Abhängigkeit von deren Verzweigungen sich entwickelt hätten. Das Zusammenfallen von Längsadern und Haupttracheen legt diese Vermutung nahe. Eine zweite Möglich-

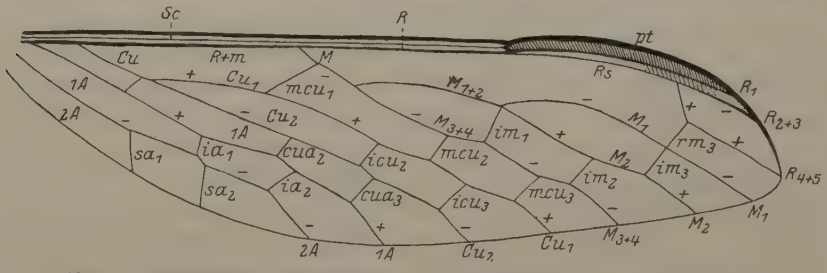


Abb. 21. Flügeladerung eines Vertreters der *Protohymenoptera* nach Tillyard.

keit ist die, daß Adern und Tracheen unabhängig voneinander gleichzeitig am Flügel auftreten. Wir müßten dann annehmen, daß wir anfänglich die Adern noch nicht als differenzierte Gebilde erkennen können. In diesem Falle wäre eine Übereinstimmung im Verlauf von Haupttracheen und Adern, wie sie tatsächlich vorhanden ist, unverständlich.

Würden sich dagegen Tracheen und Adern in gegenseitiger Abhängigkeit entwickeln, dann könnten die Flügeltracheen ohne weiteres für die Homologisierung der Adern herangezogen werden. Es wäre schließlich noch die Frage zu erörtern, inwieweit die Adern in ihrem Verlauf etwas Primäres darstellen könnten, dem dann der Tracheenverlauf untergeordnet wäre. Der Puppenflügel hat als ein in Bildung befindliches mit Körperflüssigkeit gefülltes Organ zweifellos eine gewisse Sauerstoffzufuhr von Anfang an nötig, während die Cutikulardifferenzierungen, die zur Bildung von Adern als mechanischen Elementen führen, erst später erfolgen kann.

Wie bereits mehrfach betont, ist eine weitgehende Übereinstimmung in den Gabelungsverhältnissen von Haupttracheen und Adern zu erkennen (vgl. Abb. 3 und 5). Wodurch diese Parallelität zustande kommt, bleibt indessen ungewiß. Dagegen sehen wir von den Haupttracheenstämmen zahlreiche Tracheolen abgehen, die sich im Flügellumen zunächst ohne erkennbare Bahnen mehr oder weniger gleichmäßig verteilen. Erst in dem Stadium, in dem sich am Puppenflügel ein Adernetz bemerkbar macht, treten diese Tracheolen, soweit sie im Bereiche einer Querader liegen, dort ein und nehmen deren Richtung an. In diesem Stadium der Entwicklung können es mechanische Gründe sein, die die Tracheolen in ihre Bahnen lenken. Die Flügelmembranen dürften sich bereits stärker genähert haben und daher besonders an denjenigen Stellen wo durch die Differenzierung der Adern Kanäle im Innern geschaffen werden, die Richtung der Tracheolen bestimmen.

Die Angabe von Comstock und Needham, daß die Tracheen im Puppenflügel im Gegensatz zu der Aderung des Imaginalflügels einen mehr geradlinigen Verlauf zeigen, trifft für den jungen Flügel zu. Hierin kann ich aber keinen Grund gegen die Homologisierung von bestimmten Adern durch ihre Tracheen erblicken, da ja auch die frühzeitig angelegte Aderung noch keine scharfen Winkel erkennen läßt. Die anfangs an Stelle der Adern vorhandenen breiten Wülste lassen den Tracheen den genügenden Spielraum und gestatten ihnen daher den fast geraden Verlauf ohne Bildung von Winkeln.

Der zweite Einwurf von Comstock und Needham gegen die Heranziehung der ontogenetischen Untersuchungsmethode für die Homologisierung der Flügeladerung durch ihre Tracheen bezog sich darauf, daß eine Ader, die durch Vergleich der Imagines als homolog mit einer Ader eines anderen Hymenopteren erkannt wurde, bei verschiedenen Formen von verschiedenen Tracheen durchlaufen werden kann. Diese Tatsache trifft für die von mir als R_5 bezeichnete Ader nach Comstock und Needham bei Gegenüberstellung von *Tremex* und *Apis* zu. Die beiden amerikanischen Autoren nehmen nun an, daß bei *Apis* der Aderverlauf primär ist und die Tracheen also in ihre Bahnen von vornherein gezwungen

werden. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Bei den jüngsten Puppen von *Apis* ist das Tracheensystem bereits mit seinen Gabelungen vorhanden, während von den Adern noch nichts erkennbar ist. Wenn nun auch ein Ast der von mir als *Media* aufgefaßten Trachee in Beziehung zu einer Ader tritt, die bei tiefstehenden Hymenopteren zum Radialbezirk gehört, so sehe ich doch in den prinzipiellen Gabelungsverhältnissen der Haupttrachee und in ihrem weiteren Verlauf durch Adern, die vergleichend morphologisch als homolog erkannt werden, eine große Übereinstimmung. Comstock und Needham geben selbst zu, daß sie bei Lepidopteren ähnliche Umleitungen von Ästen der Media in die angrenzenden Tracheensysteme beobachtet haben. Es scheint hier bei den akuleaten Hymenopteren etwas Ähnliches vorzukommen. Mit der Reduktion der Radialäste kommt es hier zu einer stärkeren Entwicklung der Media, die nun für den betreffenden Flügelbezirk der Sauerstoffzufuhr übernimmt. Auch zu den Gründen, die Woodworth bewogen haben, gegen die Homologisierung der Adern durch ihre Tracheen Stellung zu nehmen, muß ich mich hier kurz äußern. Dagegen, daß die Adern den Tracheenverlauf bestimmen, kann geltend gemacht werden, daß der Stamm der Radialtrachee selbst im Imaginalflügel von *Tremex* sich außerhalb jeder Ader zwischen den Flügelmembranen entlang zieht. Außerdem ist das Lumen des Puppenflügels so weit, daß dort ein Grund für eine Zwangsläufigkeit nicht einzusehen ist. Der zweite Grund für die ablehnende Stellungnahme von Woodworth besagt, daß die Struktur des Flügels mit und ohne Tracheen dieselbe ist. Wir müssen annehmen, daß die Tracheenversorgung der Körperanhänge, die sich im Laufe der Stammentwicklung der Insekten zu Flügeln herausgebildet haben, dem Adernetz derselben, das eine mechanische Funktion zu erfüllen hat, vorangegangen ist. Anfänglich mögen die Flügeladern lediglich dem Schutze der Tracheen gedient haben. Später erst dürften die Veränderungen aufgetreten sein, die eine mechanische Bedingtheit erkennen lassen und zu einer mehr oder weniger weitgehenden Veränderung des Aderverlaufs führten, bis schließlich der Tracheenverlauf von einer untergeordneten Bedeutung im Imaginalflügel wurde. Hier kann dann die Reduktion der Tracheen einsetzen, nachdem sie aber doch im Laufe der Entwicklung die Richtung der Adern bedingt hatten, ein Entwicklungsvorgang, wie wir ihn sich heute noch in der Entwicklung des Flügels an der Puppe abspielen sehen. Der einfache Tracheenverlauf erscheint als ein organisatorisches, der Aderverlauf in seiner Beziehung zur Flugmechanik dagegen als ein regulatorisches Merkmal. Eine allgemeine Gültigkeit kann diesem Satze jedoch nicht zukommen. Für den Tracheenverlauf im Imaginalflügel tiefstehender Formen (Siriciden) mag er gelten. Bei solchen Hymenopteren dagegen, die im Gegensatz zu ihren nächsten Verwandten, z. B. manche Ophioninen — einen stark entwickelten,

komplizierten Tracheenverlauf im Imaginalflügel besitzen, kann nur angenommen werden, daß nachträglich ein Eindringen von Tracheen in die Flügeladern erfolgte. Die biologischen Vorbedingungen hierfür sind vorläufig noch nicht zu überblicken.

Ein weiterer Grund Woodworths gegen die Verwertbarkeit der Tracheen für die Homologisierung, namentlich, daß homologe Adern von verschiedenen Tracheen durchlaufen werden können, deckt sich mit einem der bereits oben behandelten Gründe von Comstock und Needham.

Ich habe also nach dem vorstehenden keine Bedenken, die Homologisierung der Flügeladerung der Hymenopteren auf Befunde am Tracheenverlauf zu stützen und die Bezeichnung der Adern, soweit nicht besondere Verhältnisse eine Bedingtheit des Tracheenverlaufes bei höheren Formen vermuten lassen, mit der ihrer Tracheen in Übereinstimmung zu bringen. Tiefstehende Formen werden die sichersten Aufschlüsse geben.

Die größte Schwierigkeit bereiten hier die Ichneumoniden. Leider war es mir gerade in diesem Falle nicht möglich, geeignetes Material von jungen Puppen untersuchen zu können. Wie oben ausgeführt, findet sich bei manchen Ichneumoniden ein vollständiges Tracheennetz im Imaginalflügel, das in seinem Verlauf wesentlich abweichende Verhältnisse darbietet. In Parallele mit einer Aderreduktion sehen wir hier die Haupttracheen gewissermaßen aus den normalen Bahnen abgelenkt. Man hat hier den Eindruck, daß der Verlauf der Adern auf den der Tracheen bestimmend wirkt, doch kann hier nur Untersuchung des Puppenflügels Klarheit schaffen. Ich hoffe, darauf gerichtete Untersuchungen später vornehmen zu können. Sollte meine Vermutung, daß der Tracheenverlauf im Ophioninenflügel eine sekundäre Bildung darstellt, zutreffen, so darf die Aderung ohne weiteres durch Vergleich mit den Adern anderer Hymenopteren homologisiert werden.

Die Anwendung der auf Grund des Tracheenverlaufes ermittelten Aderungsterminologie.

Da die Flügeladerung ganz allgemein bei Insekten eine große Bedeutung für die Beurteilung der Stammentwicklung besitzt, muß auf eine richtige Homologisierung der Adern innerhalb der ganzen Ordnung der größte Wert gelegt werden. In der richtigen Erkenntnis dieser Voraussetzung haben Comstock und Needham ihre Untersuchungen durchgeführt. Leider haben sich die beiden Autoren bei der Deutung der Adern des Hymenopterenflügels geirrt.

Sie waren zu der richtigen Anschauung gekommen, daß die Vertreter der Familien *Xyelidae, Siricidae* und *Tenthredinidae* eine primitive Flügeladerung haben. Diese soll sich der hypothetischen Form aber nur in bezug auf die *Zahl* der Flügeladern nähern, der Verlauf der Äste

dagegen sich so verändert haben, daß eine Homologisierung der Flügeladern der Hymenopteren ganz ungewöhnlich schwer durchzuführen sei. Ausgehend von der als besonders ursprünglich erkannten Flügeladerung von *Pamphilius* und *Macroxyela* bildeten sie durch Kombinationen von Adermerkmalen dieser beiden einen hypothetischen Typ der Hymenopteren Flügeladerung mit drei Analadern. Die beiden Autoren nehmen ferner an, daß sich bei diesem Urtypus der Hymenopterenflügeladerung die Mediaader mit dem Radius vereinigt und die auf den Radius folgende Ader bezeichnen sie daher als Cubitus. Da Comstock und Needham der Ansicht waren, daß das allgemeine Schema der Aderung des Insektenflügels überhaupt für jede Ader, eine bestimmte Anzahl von Verästelungen hat, geraten sie bei der Benennung der Querader des *Apex* des hypothetischen Hymenopterenflügels in große Schwierigkeiten. Um dieser Herr zu werden, verweisen sie auf eine morphologische Besonderheit der Aderung des Dipterenflügels im besonderen des von *Pantarbes*. Bei dieser Form wurde eine am Außenrand des Flügels nach dessen Basis zunehmende Tendenz der Adern sich zu vereinigen gefunden. Diese Tendenz soll nun bei den Hymenopteren nach Comstocks und Needhams Auffassung noch stärker entwickelt sein und großen Maßstab erreichen. Sie soll auch bereits bei den primitiven Hymenopterenfamilien eine komplizierte Anordnung der Adern zur Folge gehabt haben. In diesem Sinne haben Comstock und Needham die meisten Adern, die in Wirklichkeit Queradern sind, als Längsadern aufgefaßt.

Der Hauptirrtum, den Comstock und Needham begehen, beruht auf einer Verkennung der Media. Sie nehmen an, daß diese durch Reduktion mehr oder weniger verschwindet; andererseits sollen nach ihnen die Mediaäste die Hauptmasse der Adern bilden. Die kleine Trachee, die sie in der Flügelbasis finden und als reduzierte Media bei *Tremex* bezeichnen, stellt dort eine Abzweigung des folgenden Haupttracheenstammes dar (Abb. 13). Bei *Cimbex* (Abb. 31) fand ich an entsprechender Stelle eine Trachee, die aus dem vorhergehenden Hauptstamm hervorgeht. Die Lage dieser Trachee, die bei den beiden Hymenopteren wegen ihrer verschiedenen Entstehung nicht einmal ohne weiteres homologisiert werden kann, ist zwar eine ähnliche. Hierbei sehe ich den Ausdruck einer ähnlichen Funktion. In beiden Fällen ist die Radialtrachee unter Bildung eines Knies in ihrem Basalteil nach vorn verlagert. Der auf diese Weise entstehende vergrößerte Raum zwischen der Radialtrachee und dem folgenden Stamm bedarf also einer besonderen Versorgung mit Sauerstoff. Dies geschieht bei *Tremex* durch einen Tracheenzweig, der von der Basis her schräg nach vorn, bei *Cimbex* aber in umgekehrter Richtung verläuft. Faßt man diese Trachee als eine überzählige Bildung auf, so würde der hinter ihr liegende Haupttracheenstamm die Media darstellen, die aus dem hinteren Basalstamm hervorgeht. Verfolgt man die

Gabelungen dieser großen und mächtigsten Flügeltrachee, so ist die weitgehende Übereinstimmung, die sie mit den von Comstock und Needham für ihre Media geforderten Verzweigungsverhältnisse besitzt, ganz offensichtlich. Außerdem stimmt sie ihrer Lage und Entfaltung nach mit der Media anderer Insektenordnungen derartig überein, daß ich nicht die geringsten Bedenken habe, sie mit dieser Trachee bzw. Ader des Comstock-Needhamschen Schemas zu homologisieren. Da gerade diese Trachee durch ihre Adern besonders deutlich charakterisiert ist und die Adern die entsprechenden Gabelungen leicht erkennen lassen, können auch die einzelnen Abschnitte der Mediaader homologisiert werden. Für den schon erwähnten Fall einer starken Entwicklung von M_1 bei den akuleaten Hymenopteren wurde bereits oben eine physiologische Begründung gesucht und in der Reduktion der distalen Radialäste gefunden. Betrachtet man die Haupttrachee und Ader des Flügels als Media, dann bereiten auch die hinteren Adern in ihrer Homologisierung keine Schwierigkeiten. Wir finden zunächst den Cubitus, der die von Comstock und Needham geforderte Gabelung aufweist. Die Analadern werden mehr oder weniger stark reduziert. Sie fehlen allen höheren Hymenopteren mit einziger Ausnahme der Braconidengruppe der *Helconinen*, wo eine Andeutung vorhanden ist. Bei den Symphyten ist dagegen mit Ausnahme weniger spezialisierter Formen (z. B. Lobocerinae, Pterygophorinae, Perginae) stets eine Analader vorhanden. Nach vorn von der als Media erkannten Ader stößt man in der Flügelbasis zunächst auf den Radius. Auf Grund seiner Tracheenverzweigung im Flügel von *Tremex* sehe ich mich genötigt anzunehmen, daß hier R_5 basalwärts von R_s entspringt. R_1 scheint bisher nicht richtig erkannt zu sein. Durch seine

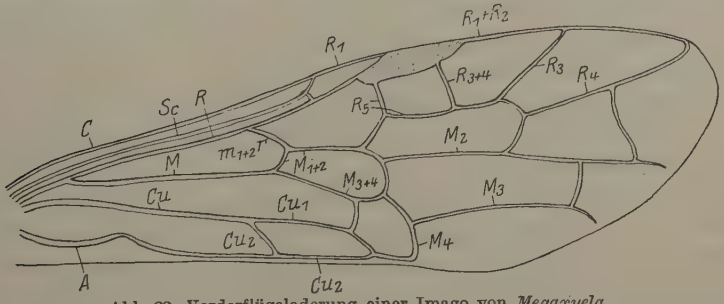


Abb. 22. Vorderflügeladerung einer Imago von *Megaxyela*.

Trachee wird dieser Zweig des Radius charakterisiert. Was die Subcosta anbetrifft, die wir vor dem Radius zu suchen haben, so kann ich diese nicht mit Sicherheit durch eine Trachee kennzeichnen. Dagegen sehen wir am Flügel der Xyliden (Abb. 22) und Lydiden (Abb. 23) zwischen Radius und Flügelvorderrand eine deutliche Ader, die sogenannte Intercostalader, die übereinstimmend auch von den früheren Autoren als

Subcosta bezeichnet wird, eine Auffassung, der ich mich anschließe. Die äußerste Ader des Vorderrandes muß bis zum Pterostigma als *Costa* angesprochen werden.

Da die Aderung des Hymenopterenflügels innerhalb der ganzen Ordnung nur verhältnismäßig geringen Schwankungen unterworfen ist, wird es genügen, wenn ich den Aderverlauf für einige wenige Formen beschreibe. Es würde weit über den Rahmen meiner Arbeit hinausgehen, wenn ich die einzelnen Abweichungen, wie sie sich besonders durch Reduktion von Adern überall in den verschiedenen Familien finden, hier eingehend behandeln würde. An der Hand der ausgewählten Beispiele wird es nicht schwer fallen, die einzelnen Adern für die verschiedensten Fälle zu homologisieren.

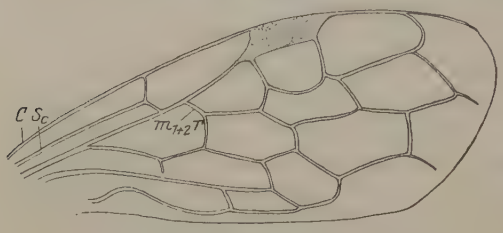


Abb. 23. Vorderflügeladerung einer Imago von *Cephaleia abietis* L.

Für die richtige Orientierung spielt die Media als Haupttrachee der Flügelfläche die wichtigste Rolle. Erfaßt man ihre Gabelungsverhältnisse richtig, so ist es leicht, von hier aus die übrigen Adern zu deuten. Besonders die erste Gabelung in M_{1+2} und M_{3+4} kann als Ausgangspunkt gewählt werden.

1. Tremex fuscicornis F.

Der Vorderrand des Vorderflügels wird in seinem proximalen Teil von der *Costa* eingenommen, die infolge ihrer starken Beanspruchung stark entwickelt ist. Sie ist ungegabelt und endet in der Gegend des Pterostigma (Abb. 24).

Die *Radialader* oder der *Radius*, der auch in der Nähe des Flügelvorderrandes verläuft, ist gleichfalls stark entwickelt. Er läuft parallel mit der Costa und gabelt sich am Pterostigma in die beiden Äste R_1 und R_s, die das Pterostigma begrenzen. R_1 setzt die Richtung der Costalader fort; auf diese Weise wird die distale Hälfte des Flügelvorderrandes fast bis zu dessen Spitze von R_1 bzw. der mit R_2 vereinigten R_1 eingenommen. Kurz vor der Spitze liegen die vereinigten Adern nach hinten um. R_s hat die Richtung des Hauptradius, sie gabelt sich gleichfalls unweit vom Pterostigma, dabei von R_2 und R_{3+4} abgehend. R_2 hat die Richtung von R_s bis zu ihrer Vereinigung mit R_1. R_{3+4} erscheint nach ihrem Abgang von R_2 als Querader, läuft aber dann als Längsader in der Richtung nach der Flügelspitze, um sich schließlich mit R_{1+2} zu vereinigen. Die eben beschriebenen Adern begrenzen die erste Radialzelle. Vor der ersten Gabelung des Radius geht von ihm

ein als R_5 zu bezeichnender Ast ab. Diese Ader erscheint in ihrem Anfangsteil als Querader, sodann als Längsader, die sich mit R_{3+4} vereinigt und auf diese Weise die hintere Grenze der ersten Radialzelle bilden hilft. Mit R_s und R_{3+4} umgrenzt R_5 die zweite Radialzelle.

Medialader: Sie ist an ihrer Basis mit dem Radius vereinigt. Alsbald trennt sie sich aber von dieser Ader und verläuft flügelspitzenwärts bis zur Mitte des Flügels, wo sie sich in M_{1+2} und M_{3+4} teilt. M_{1+2} läuft nach vorn und biegt dann nach der Flügelspitze um, gibt aber vorher noch zwei Queradern ab $m_{1+2}\,r$ und $m_{1+2}\,r_5$. Da man in der Tracheole, die in $m_{1+2}\,r_5$ eintritt, eine schwach entwickelte M_1 vermuten kann, so muß der hinter der Abgabe dieser Ader liegende Abschnitt von M_{1+2} als M_2 bezeichnet werden. M_2 gibt auf ihrem Wege nach der Flügelspitze nach vorn Queradern ab, die an die vereinigten R_{3+4} und R_5 herantreten, von denen bei *Tremex* jedoch die erste reduziert ist.

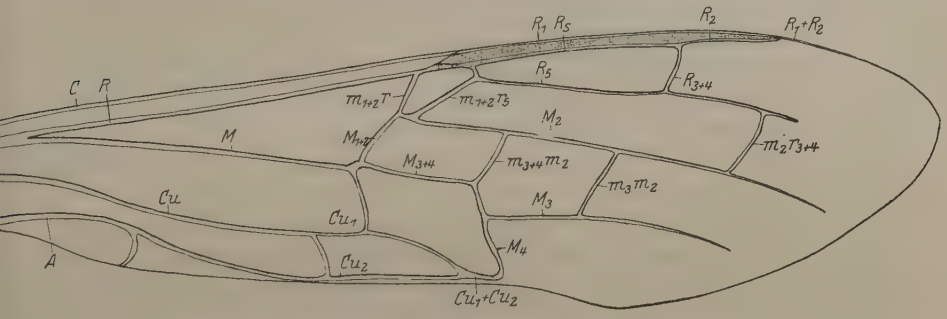


Abb. 24. Vorderflügeladerung einer Imago von *Tremex fuscicornis*.

Die Ader M_{3+4} setzt die Richtung der Hauptmedialader fort, läuft parallel M_2 gegen, welche sie die Querader $m_{3+4}\,m_2$ abgibt. An dieser Stelle macht sie eine Biegung nach hinten und erscheint nun auf eine kurze Strecke als Querader, die sich nicht weit vom Hinterrand in M_3 und M_4 gabelt. M_3 ist eine Längsader, die ihren Verlauf nach dem hinteren Flügelspitzenrand zu nimmt. In ihrer distalen Hälfte gibt sie eine Querader m_3m_2 ab. M_4 erscheint als Querader, die sich in der Gegend des Flügelhinterrandes mit der vereinigten Cu_1 und Cu_2 verbindet. *Cubitalader*: Diese Ader ist zweiästig. Sie gabelt sich nicht weit von der Stelle, wo sich die Medialader gabelt und zwar in die beiden Äste Cu_1 und Cu_2. Cu_1 hat die Richtung des Cubitus, verläuft nach dem Flügelhinterrand, wo sie sich mit Cu_2 wiedertrifft. Wie bereits erwähnt, tritt diese Adervereinigung dann an M_4 heran. Cu_2 erscheint als Querader, die dem Hinterrand zustrebt, dann als Längsader spitzenwärts vor diesem entlang läuft.

Analader: Diese Ader macht eine Biegung mit der Konvexität nach dem Cubitus, läuft dann in spitzem Winkel dem Flügelhinterrand zu

und erreicht Cu_2. Gegen den Hinterrand hin ist sie in einen Sporn, der basalwärts gerichtet ist, ausgezogen.

Hinterflügel: Die Verhältnisse am Hinterflügel weichen von denen des Vorderflügels nicht unerheblich ab und sollen daher gesondert betrachtet werden (Abb. 25).

Der Vorderrand des Hinterflügels wird in seinem Proximalteil von der *Costa* eingenommen. Ihr läuft die Radialader parallel, um von der Stelle des Aufhörens der Costa den Ast R_5 abzugeben, der unweit der Flügelspitze endet. Nach Abgang von R_5 verläuft der Radius als R_1 entlang dem Flügelvorderrand in seinem distalen Teil. Diese Ader strebt der Flügelspitze zu, erreicht aber R_5 nicht. Infolgedessen wird hier keine Radialzelle umgrenzt. Die *Medialader* gibt in der Flügelmitte die beiden

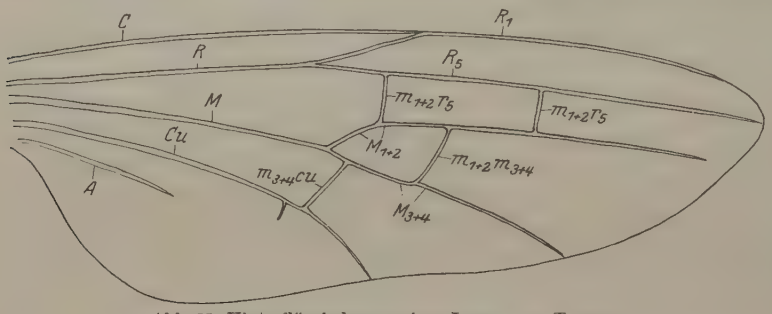


Abb. 25. Hinterflügeladerung einer Imago von *Tremex*.

Äste M_{1+2} und M_{3+4} ab. Der Ast M_{1+2} geht nach vorn, entläßt eine Querader nach R_5 (vielleicht M_1) und biegt sich an dieser Stelle nach der Flügelspitze um. Die erste Querader $m_{1+2}r$, die im Vorderflügel vorhanden ist, fehlt hier. Zwischen M_{1+2} und R_5 befindet sich außerdem noch eine weitere Querader $m_{1+2}r_5$. Der Ast M_{3+4} geht nach der Flügelspitze. Zwischen M_{3+4} und M_{1+2} ist eine Querader $m_{1+2}m_{3+4}$.

Die *Cubitalader* verläuft einfach. Bei der Mehrzahl der symphyten Hymenopteren ist auch Cu_2 vorhanden und zwar von der Basis abgetrennt, im Spitzenteil sich aber mit Cu_1 meist vereinigend.

Die *Analader* ist ungegabelt. Ein kleiner Fortsatz, der sich bei vielen anderen Symphyten dort findet, ist bei *Tremex* nicht zu erkennen.

2. Cephaleia abietis L.

Vergleicht man die Vorderflügeladerung von *Cephaleia abietis* (Lydidae) mit der von *Tremex*, so ergeben sich eine große Reihe von Übereinstimmungen, so daß ich mich auf die Angabe der prinzipiellen Unterscheidungsmerkmale beschränken kann (Abb. 23).

Vor allem sieht man hinter dem Vorderrand im Basalteil des Flügels eine Ader, die zwischen Costa und Radius verläuft, an ihrem Ende sich gabelt und je einen kleinen Ast gegen Costa und R entsendet. Ihrer

Lage nach ist diese Ader als *Subcosta* zu bezeichnen. Die der Querader $m_{1-2}r$ im Siricidenflügel entsprechende Ader ist hier mehr oder weniger verkürzt und längs des Radius gegen die Flügelbasis hin verschoben, wodurch ihre Lage entsprechend verändert wird.

Der Hinterflügel ist durch das Vorhandensein einer Subcosta sowie einer zweiten Kubitalader ausgezeichnet.

Wenn wir auch im Siricidenflügel (*Tremex*) keine Subkostalader finden, so sehen wir doch, daß an ihrer Stelle die Radialtrachee entlang läuft und dort, wo die Subkostalader sich mit der Radialader verbinden würde, eine entsprechende Krümmung ausführt (Abb. 13). Dies ist einer der wenigen Fälle, in denen eine Trachee außerhalb von Adern im Flügel sich erstreckt. Die dort liegende Subkostalader findet sich außer bei den Lydiden auch bei den Xyeliden (Abb. 22). Von der Endgabelung der Subcosta ist gelegentlich der zum Vorderrand gehende Ast unterdrückt (*Neurotoma*). Ist dagegen die Subcosta dem Radius stark genähert, oder mit ihm verwachsen, so erscheint der zum Vorderrand gehende Ast als Querader zwischen Costa und Radius. Bemerkenswert ist in bezug auf das Radialadersystem, daß in der Familie *Xyelidae* die Adern R_3 und R_4 getrennt sind, in diesem Flügel also eine Radialzelle mehr auftritt. In diesem Zusammenhange mag auch darauf hingewiesen sein, daß ich im Imaginalflügel von *Paururus* in der Ader R_{3+4} deutlich zwei getrennte Tracheenstämme nebeneinander nachweisen konnte. Im Gegensatz dazu beobachtet man bei zahlreichen anderen *Symphyten* und allen *Apocriten*, die Reduktion von R_{3-4}, wodurch dann nur eine einzige Radialzelle vorhanden zu sein scheint.

Abgesehen von leicht verständlichen Reduktionserscheinungen findet man im Symphytenflügel noch einige Eigentümlichkeiten, die kurz hier erwähnt werden müssen. Oben wurde bereits auf die Verkürzung und Lageveränderung von $m_{1-2}r$ hingewiesen. Dieser Vorgang kann sich weiter dahin ausdehnen, daß die Ader vollständig verschwindet und M_{1-2} sich der Radialader (R) so stark nähert, bis sie eine kurze Strecke mit ihr gemeinsam verläuft (z. B. Abb. 8, *Trichiosoma*). Bei den meisten Lydiden kommt zwischen M und Cu eine zweite Querader vor. Die *Analader* ist eine Eigentümlichkeit der Symphyten und fehlt mit Ausnahme der Braconidengruppe der Helconinen, wo sie in kleinen Resten enthalten ist, sämtlichen höheren Hymenopteren. Innerhalb der Symphyten sind an dieser Ader die verschiedenartigsten Reduktionserscheinungen bemerkbar, die sogar zum vollständigen Verlust der Analader führen können.

3. Orussus abietinus Scop.

Bei *Orussus* (Abb. 15) ist die Analader in ihrem Basalteil, wie bei zahlreichen Symphyten nicht mehr frei. Die sogenannte „lanzettförmige Zelle" des Symphytenflügels ist daher gestielt. Eine nach persönlicher

Mitteilung von Herrn Dr. Bischoff charakteristische Eigentümlichkeit des Symphytenflügels, die nur den Cephinen fehlt, besteht in einem mit Zähnchen als Kutikularbildungen dicht besetzten Feld auf der Unterseite des Vorderflügels. Um dieses Feld herum biegt die Analader nach vorn aus und wird dadurch der Cubitalader genähert, so daß sie teilweise mit dieser verschmelzen kann („zusammengezogene Lanzettzelle"). Wird dann auch die Basis der Analader mit der Cubitalader verschmolzen, so entsteht die bei Tenthrediniden häufige „gestielte Lanzettzelle", wie sie in der gleichen Ausbildung auch *Orussus* besitzt. Das charakteristische Zähnchenfeld findet sich in der typischen Ausgestaltung auch bei *Orussus*. Andererseits treten am Flügel dieser Gattung Aderreduktionen durch Obliteration auf. Die Tracheen werden dann nicht mehr durch die Adern in bestimmten Bahnen gehalten, sondern können frei zwischen die Flügelmembranen eintreten.

4. Apis mellifica L.

Vorderflügel: Der Proximalteil des Flügelvorderrandes wird bis zum Pterostigma von einer der Costa entsprechenden Ader eingenommen, für die jedoch eine Trachee im Puppenflügel nicht nachweisbar ist (Abb. 26). Die Radialader läuft unmittelbar neben der Costa entlang und vertritt diese hinter dem Pterostigma am Flügelvorderrande als R_1. Eine terminologische Schwierigkeit ergibt sich bei der Bezeichnung der die Radialzelle nach hinten umgrenzenden Ader. Wie wir bei den Symphyten gesehen haben, muß diese Ader dort als R_5 angesprochen werden. Da sie

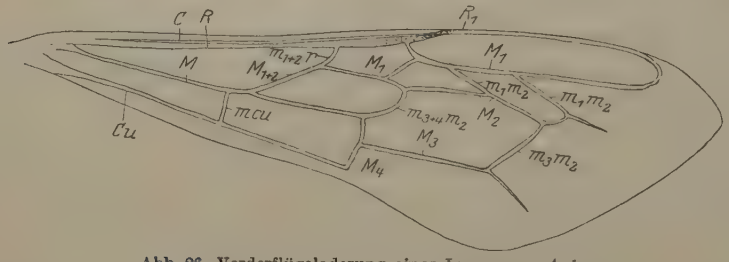


Abb. 26. Vorderflügeladerung einer Imago von *Apis*.

von einem entsprechenden Tracheenast durchzogen wird. Im Puppenflügel von *Apis* tritt aber an ihre Stelle ein starker Tracheenstamm, der nach den Gabelungsverhältnissen nur M_1 sein kann. Wenn ich trotzdem für die entsprechende Ader die Bezeichnung R_5, wie sie für die *Tentredinoidea* festgelegt wurde, beibehalte, so bestimmt mich hierzu besonders die gelegentliche Reduktion der bei den Symphyten als Querader $m_{1\,.\,2}r_5$ bezeichneten Ader. Auf diesem Wege würde sich bei *Apis* und anderen Aculeaten die Trachee M_1 zur Radialzelle hinbegeben. Wenn also diese Ader reduziert werden kann, so ergibt sich daraus, daß sie nicht ohne

weiteres von übergeordneter Bedeutung ist. Mit ihrem Schwinden ist es der Trachee M_1 unmöglich, sich dem Radialbezirk zu nähern. Denkbar wäre es allerdings, daß bei einer Annäherung der Umbiegungsstelle des vorderen Medialastes ($M_{1\,.\,2}$) an den Radius und einer basalwärts gerichteten Verschiebung von $m_{1-2}r_5$ die entsprechende Trachee (M_1) eine kurze Strecke mit der Radialtrachee gemeinsam laufen und von dort aus in Ader R_5 eintreten könnte. Der gleiche Effekt könnte unter Umständen auch dadurch erzielt werden, daß Trachee M_{1+2} nach Fortfall der zwischen R und M gelegenen Querader sich R_5 so weit nähert, daß eine teilweise Verschmelzung beider Adern eintritt. Auch dann würde Trachee M_1 in Ader R_5 verlaufen. Einen ontogenetischen Beweis kann ich aber für keinen der beiden Fälle liefern. Der Verlauf der Media zeigt im übrigen eine so weitgehende Übereinstimmung mit den für *Tremex* bereits geschilderten Verhältnisse, daß ich auf Einzelheiten hier nicht einzugehen brauche. Abweichungen finden wir dagegen im Cubital- und Analbezirk. Die Cubitalader ist ungegabelt und eine Analader fehlt vollständig.

Diese für *Apis* dargelegten Verhältnisse lassen sich ohne Schwierigkeiten auf die übrigen aculeaten Hymenopteren und auch auf die apocriten Hymenopteren übertragen. Eine größere Anzahl von Längs- und Queradern wird nicht beobachtet, wohl aber Fortfall. Diese Reduktion beschränkt sich gewöhnlich auf Queradern. Ob die Verringerung der Zahl der Queradern durch Zusammenrücken bis zur vollständigen gegenseitigen Deckung derselben erfolgt, oder ob hierfür ein allmähliches Schwächerwerden der Aderwände bis zum vollständigen Schwinden derselben verantwortlich ist, kann nur von Fall zu Fall entschieden werden. Beide Möglichkeiten kommen vor. Es würde zu weit führen, hier darauf näher einzugehen. In vielen Fällen wird nur der Spezialist der betreffenden Familien mit Sicherheit den Weg der Reduktion erkennen können. Der seltenere Fortfall eines Teiles einer Längsader, so daß diese unterbrochen ist, ist eine charakteristische Eigentümlichkeit der Ichneumoniden. Hier entsteht die als „Discocubitalzelle" bezeichnete Hauptzelle des Ichneumonidenflügels dadurch, daß die Ader M_{1+2} auf eine große Strecke verschwindet. Vielfach aber ist sie noch durch einen kleinen Sproß, der hinter der Unterbrechung basalwärts zeigt, angedeutet. Die sogenannte „Discocubitalader" in der Terminologie der Ichneumonidenliteratur ist also ein Verschmelzungsprodukt aus der Querader $m_{1+2}m_{3+4}$ und dem Distalteil von M_{1+2}.

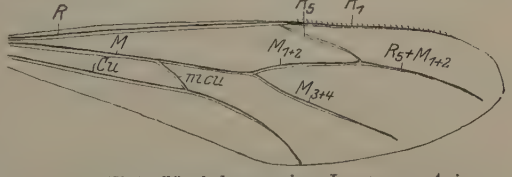


Abb. 27. Hinterflügeladerung einer Imago von *Apis*.

Hinterflügel: Die Aderung des Hinterflügels ist gegenüber der des Vorderflügels reduziert (Abb. 27). Der Radius nähert sich stark dem

Vorderrand, so daß die dort befindliche Ader fast einheitlich erscheint und man ihre Zusammensetzung aus Costa und Radius nicht deutlich erkennen kann. R_5 ist nur in seinem Proximalteil selbständig; in seinem weiteren Verlauf aber mit M_{1-2} verschmolzen. Dagegen ist bei vielen anderen aculeaten Hymenopteren im ganzen selbständig und nur durch eine Querader mit M_{1+2} verbunden. Die Medialader ist deutlich und gabelt sich nur in M_{1-2} und M_{3-4}. Die *Cubitalader* ist einfach, die Analader reduziert.

Das Hymenopterenflügeltracheensystem und Comstock und Needhams Tracheenschema.

Ganz ähnlich, wie das für die Flügeladerung erwiesen wurde, wird für das Tracheensystem angenommen, daß es bei den ältesten Insekten eine starke Verästelung besaß, um sich erst später zu der einfacheren Form zu entwickeln, die es bei den meisten in der Gegenwart lebenden Insekten hat.

Comstock und Needham haben es unternommen, einen hypothetischen Typus des Tracheensystems für alle heute lebenden Insekten zu entwerfen. Dieses Schema ist auch von Tillyard auf Grund von Untersuchungen an Orthopteren, Neuropteren und anderen Insektenordnungen angenommen werden. Nach dieser Anschauung Comstocks und Needhams sind alle Tracheen von zwei Basalästen abzuleiten: *Costoradial-* und *Cubitoanalast.* Die Medialader wäre danach nur ein Teil der ersten Gruppe (Abb. 28). Augenblicklich findet sich bei vielen Insekten Comstock und Needham: Orthopteren und Hemipteren; Tillyard: Lepidoptera, Planipennia, Megaloptera, eine Transversaltrachee, die die

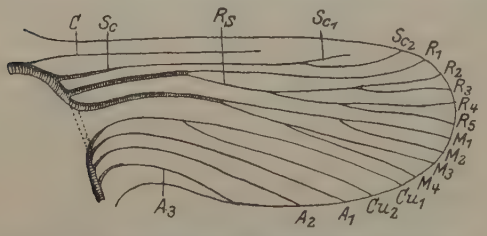


Abb. 28. Tracheensystem des Comstock-Needhamschen hypothetischen Typus.

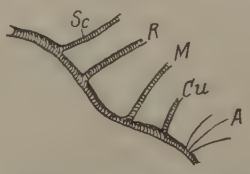


Abb. 29. Tracheensystem im *Basalteil des Panorpoidkomplexes* — nach Tillyard.

beiden Äste verbindet und mit ihnen zu einem gemeinsamen Stamm verschmilzt, wie solche Tillyard (1919, S. 543) abbildet (Abb. 29). Mit der Entstehung dieser Transversaltrachee wandert die Medialtrachee, wie sie feststellen, bei den von Tillyard genannten Insektengruppen nach dem zweiten Basalast. Von der ersten Basaltrachee lassen Comstock und Needham Costa, Subcosta, Radius und Mediatrachee entspringen. Von der zweiten — Cubital- und Analtrachee. Jeder dieser

Tracheen geben sie eine bestimmte Zahl Äste: So ist Subkostaltrachee zweiästig, Radial fünfästig, Medial vierästig, Cubital zweiästig.

Im Hymenopterenflügel waren bisher Untersuchungen über die Basalverbindung der Tracheenäste des Puppenflügels noch nicht angestellt worden. Ich habe daher bei dem mir vorliegenden Material, soweit möglich, eine solche Untersuchung vorgenommen. Bei den Siriciden erwies sich das Tracheensystem von allen Hymenopteren als das komplizierteste, wobei ich allerdings bemerken muß, daß ich Lydiden nach dieser Rich-

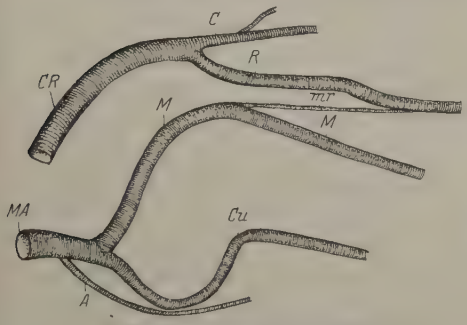


Abb. 30. Tracheensystem im Basalteil des Vorderflügels einer Imago von *Tremex*.

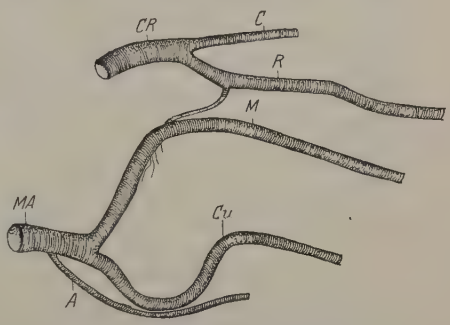


Abb. 31. Tracheensystem im Basalteil des Vorderflügels einer Imago von *Cimbex*.

tung nicht untersuchen konnte. Auch hier kommen alle Tracheen des Flügels im Sinne Comstocks und Needhams von zwei Basalästen abgeleitet werden: *Costoradial-* und *Medioanaltrachee* (Abb. 30). Diese beiden Basaläste sind aber hier völlig selbständig. Eine solche Transversaltrachee fehlt. Bei *Cimbex* (Abb. 31) erstreckt sich ein von der Radialtrachee kommender Ast nach der Medialtrachee, in deren Nähe ihre letzten Verzweigungen enden. Eine Verbindung mit der Medialtrachee aber tritt nicht ein; wir können diese Trachee daher nicht als Transversaltrachee bezeichnen.

Gegenüber dem Comstock und Needhamschen Schema zeigt sich bei *Tremex* (Abb. 13 und 30) eine Verminderung der Zahl der Längshauptäste und deren Verästelungen. Von der ersten Basaltrachee gehen *Costaltrachee* und Radialtrachee ab, von der zweiten Basaltrachee — Medial-, Cubital- und Analtrachee. Die *Costaltrachee* ist einästig, die *Radialtrachee* fünfästig, aber ihre Äste R_3 und R_4 verschmelzen. R_5 geht von R_s ab. Die *Medialtrachee* ist ein Teil des zweiten Basalastes, den wir daher *Medioanal*, nicht wie Comstock und Needham Cubitoanalast nennen. Auch ist sie an ihrer Basis zweiästig. Ähnlich wie bei *Cimbex* an der Wurzel der Radialtrachee ein kleiner Ast sich nach hinten abzweigt, sehen wir auch bei *Tremex* in dieser Gegend eine schwächere Trachee verlaufen. Diese nimmt jedoch von der Medialtrachee ihren Ursprung. Sie kann ebensowenig wie die entsprechende Trachee bei

Cimbex als eine beide Hauptstämme verbindende Transversaltrachee angesprochen werden, da sie schräg nach vorn verlaufend frei im Gebiet der Radialtrachee endet.

Comstock und Needham, die die Verwendbarkeit des Tracheensystems für die Aderhomologisierung in Abrede stellten, haben diesen von ihnen bei *Tremex* beobachteten Ast als reduzierte Medialtrachee angesehen, die mit der Radialtrachee verschmolzen ist. Es ist dies vielleicht der größte Irrtum, den die um die vergleichenden Insektenmorphologie so verdienten Forscher nach dieser Richtung hin begingen und möglicherweise die Ursache dafür, daß ihnen eine Homologisierung der Hymenopterenaderung nicht gelang.

Die Cubitaltrachee ist zweiästig. Bei den gegenüber *Tremex* spezialisierten Siriciden ist die Reduktion der Haupttracheen und ihrer Äste weit vorgeschritten.

Von den untersuchten Hymenopterenfamilien besitzen das einfachste Flügeltracheensystem die *Apiden* im Puppenzustand. In die Basis des Flügels tritt hier nur eine Trachee ein, die zwei Äste abgibt: *Radialtracheenast* und Mediocubitaltracheenast (Abb. 32 und 5). Es wird hier also die Costoradialtrachee durch die Radialtrachee allein gebildet, die ungegabelt ist. Die Medialtrachee aber ist vierästig. An Stelle von R_5 findet sich M_1.



Abb. 32. Tracheensystem im Basalteil des Vorderflügels einer Imago von *Apis*.

Es erscheint bemerkenswert, daß das Verschwinden eines Tracheenastes der Radialtrachee (R_5) bei *Apis* mit dem Auftreten eines neuen, von der Medialtrachee ausgehenden Astes (M_1) beantwortet wird. Ganz entsprechend beobachten wir übrigens bei *Apis*, daß der Schwund der Äste der Radialtrachee eine verstärkte Entwicklung von Tracheolen von M_1 nach dem von der Radialtracheenversorgung entblößten Gebiet zur Folge hat. Endlich sehen wir bei *Apis*, daß der Verlust eines Astes der Cubitaltrachee von einer Entsendung von Tracheolen von M_4 begleitet wird. Es liegt nahe, hierin die Äußerung einer besonderen Sauerstoffbedürftigkeit des Medialtracheenteils des Flügels zu sehen, eine Vermutung, die übrigens auch für die Ephemeriden ausgesprochen worden ist (Morgan: Homologies in the wing-veins of May-Flies. 1912).

Alles in allem ergibt sich, daß das Tracheensystem des Hymenopterenflügels sich ohne ihm Gewalt anzutun, im Schema Comstock und Needhams ableiten läßt, daß es sich aber als beträchtlich abgeändert und reduziert erweist.

Neben Aufschlüssen spezieller Art, wie wir sie in den Ausführungen über die Aderung der einzelnen Hymenopterengruppen des öfteren kennen lernten, wird uns somit das auch vom Standpunkt der Adermorphologie als begründet erkannte Studium der Tracheenverhältnisse des Hymenopterenflügels nach dreierlei Richtung wertvoll. Einmal bietet

sich uns hier die Handhabe, unter Umständen die komplexe Natur einer Ader zu erkennen, wenn keinerlei weitere Hinweise vorhanden sind. Es erwächst uns ferner die Möglichkeit, uns über die stammgeschichtliche Verknüpfung der Familien mit geschwundener Flügeladerung eine Vorstellung zu bilden. Schließlich ergab sich uns auf diesem Wege ein neuer Beweis für die Tatsache, daß zwischen den Längs- und Queradern des Hymenopterenflügels kein prinzipieller Gegensatz besteht. Häufig genug tritt eine Längsader als Querader auf.

Überblicken wir die Erfahrungen, die sich uns beim gleichzeitigen Studium des Tracheensystems und der Flügeladerung ergaben, so können wir feststellen, daß entgegen der Anschauung von Comstock und Needham, Mac Gillivray und anderen das Tracheensystem sehr wohl für eine Homologisierung der Flügeladerung der Hymenopteren herangezogen werden kann, ja vielleicht sogar die einzige Unterlage für die richtige Homologisierung der Flügeladern darstellt.

Der Vorgang der Aderreduktion.

Wie wir bereits erwähnten, kann es als erwiesen gelten, daß alle heute lebenden Insekten abstammen von solchen mit komplizierter Flügeladerung, aus der die ihre durch eine Reduktion hervorging, die als eine der Äußerung des Spezialisierungsvorganges gilt. Die Erscheinungen des Reduktionsvorganges können wir auf Grund rezenter Formen ableiten.

1. Fortschreitende Annäherung zweier Adern, die zunächst zur Verlötung, dann zur völligen oder teilweisen Verschmelzung der Adern führen kann.

2. Völliger oder teilweiser Schwund einer Ader.

Auf diesen beiden Formen der Reduktion beruht das Zustandekommen der Besonderheiten der gegenwärtigen Hymenopterenflügeladerung. Man kann nun feststellen, daß die Verkleinerung der Aderzahl mit einer Verdickung der übriggebliebenen Adern verbunden ist. Für Reduktionen, die auf einer Verschmelzung zweier Adern beruhen, ist es ja auch nur natürlich, daß sehr häufig eine Aderverdickung stattfindet. Als Veranschaulichung des Gesagten mögen Vertreter der Tenthredinidenfamilie (*G. Dolerus*, Abb. 33) dienen. Mit der Annäherung von M_2 an R und der Verlötung und Verschmelzung dieser Adern auf eine kleine Strecke verschwindet die Querader $m_{1+2}r$. Gleichzeitig beobachten wir eine starke Verdickung von *Subcosta* und Radius. Bei der *G. Trichiosoma* (Abb. 12) sind die beiden Adern fast völlig verschmolzen und als Ergebnis finden wir einen besonders dicken Aderstamm. Umgekehrt: Sind die Adern zahlreich, so ist ihre Dicke gering, wie dies die Xyelidae zeigen. Es verläuft also der Spezialisierungsvorgang, abgesehen von der Reduktion mit einer teilweisen Verdickung der Adern. Reduktion und Ader-

verdickung betreffen hauptsächlich die Radialader, diese hat daher, wie wir wiederholt gesehen haben, besonders phylogenetische Bedeutung.

Was die Gründe für die in der phylogenetischen Entwicklung erfolgten Reduktion der Hymenopterenflügeladerung, deren Spuren uns besonders auffallend in den Aderzapfen des *Tremex*-Vorderflügels und des *Xyela*-Hinterflügels, rudimentären Organen im eigentlichsten anbetrifft, so lag es nicht im Plan der vorliegenden Arbeit, ihnen näher nachzugehen.

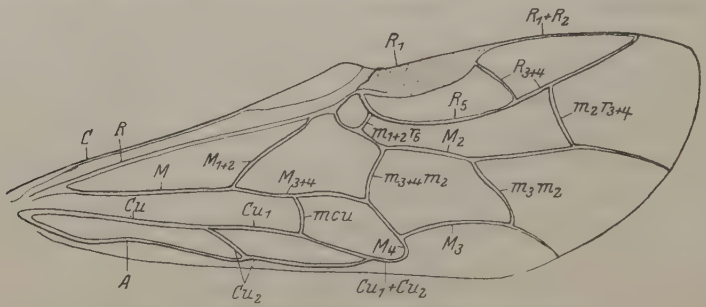


Abb. 33. Vorderflügeladerung einer Imago von *Dolerus*.

Offenbar wird man für sie dieselben Gesichtspunkte geltend machen können, die für die Aderreduktion der Flügel anderer Insektenordnungen bereits ins Feld geführt worden sind. Dabei wird man sich aber darüber klar sein müssen, daß bei der Unmöglichkeit einer experimentellen Prüfung dieser im wesentlichen ja in der Vergangenheit erfolgten Entwicklung die gewonnenen Anschauungen über den Wert einer Hypothese kaum hinaus können.

Zusammenfassung.

1. Es wurde die Ontogenese des Tracheensystems des Puppenflügels an der Entwicklungsreihe von *Apis mellifica*, sowie einzelner Stadien einiger anderer Hymenopteren untersucht und das Tracheensystem des Imaginalflügels an Vertretern der *Siricidae*, *Orussidae*, *Ichneumonidae*, *Braconidae* verfolgt.

2. Entgegen der Anschauung Comstock und Needhams und anderer Autoren zeigte sich, daß auch bei den Hymenopteren des Tracheensystem sehr wohl für eine Homologisierung der Flügeladerung herangezogen werden kann.

3. Der für das Verständnis der Veränderungen in der Hymenopterenflügeladerung wichtigste Teil des Flügels bildet die Radial- und Medialarea.

4. Es ergab sich, daß eine und dieselbe Ader des Hymenopterenflügels von Tracheen verschiedener Herkunft versorgt werden kann, eine Tatsache, die bei der Flügeladerhomologisierung wohl beachtet werden muß.

5. Die Untersuchung der Tracheenverhältnisse lieferte einen neuen Beweis dafür, daß zwischen Längs- und Queradern des Hymenopterenflügels kein prinzipieller Gegensatz besteht.

6. Für die jetzt lebenden Hymenopteren ergaben sich zwei Formen der Reduktion der Flügeladerung:

A. Fortschreitende Annäherung zweier Adern, die zunächst zur Verlötung, dann zur völligen oder teilweisen Verschmelzung der beiden Adern führen kann.

B. Völliger oder teilweiser Schwund einer Ader. Mit der Reduktion ist häufig auf der anderen Seite Aderverdickung verbunden.

7. Reduktion und Aderverdickung betreffen hauptsächlich die Radialarea des Hymenopterenflügels.

8. Die erstmalig vorgenommene Untersuchung der Basalverbindung der Tracheenäste des Hymenopterenflügels ergab, daß sich auch das Tracheensystem der Hymenopteren vom Tracheenschema Comstock und Needhams ableiten läßt, daß es aber beträchtliche Abänderungen und Reduktionen erfahren hat. Es ergab sich, daß die Medialader bei den primitiven Hymenopteren ein Ast der zweiten Basaltrachee ist und infolgedessen die beiden basalen Tracheenäste als Costoradial- und Mediocubitaltrachee aufzufassen sind. Bei Aculeaten ist nur noch ein Basaltracheenast vorhanden. Die Costaltrachee ist bei allen Hymenopteren verschwunden.

9. Die Befunde in der Flügelontogenese von *Apis* widerlegen die Ansicht Comstock und Needhams, Woodworth und anderer, daß bei der Entwicklung der Flügel der Hymenopteren die Adern das Primäre seien und den Tracheen als Leitungsbahnen dienen.

10. Der Umstand, daß die im unteren Perm von Kansas gefundenen Insektenflügelabdrücke in ihrer Radialarea nur einen zweiästigen Radius aufweisen, spricht gegen ihre bisherige Deutung als Reste von Hymenopterenvorläufern „Protohymenoptera".

Ich erfülle zum Schluß gern die angenehme Pflicht, Herrn Professor Zimmer, dem Direktor des Berliner Zoologischen Museums, für die Ermöglichung meiner Arbeit meinen ergebenen Dank auszusprechen. Zu ganz besonderem Dank bin ich Herrn Dr. Bischoff, der mich beständig mit Material und wertvollen Ratschlägen unterstützte, verpflichtet. Ebenso danke ich Herrn Dr. Arndt für sein Interesse, mit welchem er mir bei meiner Untersuchung behilflich gewesen ist.

Nachtrag.

Nachdem ich meine Arbeit zum Druck gegeben hatte, stieß ich auf die Arbeit von Otto Kühne, der Tracheenverlauf im Flügel der Coleopterennymphe. Zeitschr. f. wiss. Zool. **112**, 692—718, 1914, die mir bei

meinen Literaturstudien leider entgangen war. Ich freue mich, feststellen zu können, daß Kühnes Ergebnisse an Coleopteren sich prinzipiell mit den meinen decken. Der Autor hält die Resultate von Comstock und Needham für den Cerambycidenvorderflügel für irrig; das gleiche habe ich für den Hymenopterenflügel gezeigt. Ich hob hervor, daß der Radius der oberen, die Media der unteren Gruppe angehört und schlug infolgedessen für die beiden Haupttracheenstämme, die sich im Vorderflügel verästeln, die Benennung Costoradial- und Medioanalgruppe vor. Genau dieselben Bezeichnungen verwendet nun Kühne für den Coleopterenflügel — eine Tatsache, die für die Richtigkeit unserer Schlüsse spricht. Weiter fand K., daß bei seinen Objekten die Media oft schwach oder ganz geschwunden ist; dieses Resultat stimmt nicht ganz mit dem von mir bei Hymenopteren gewonnenen überein. Die Enderleinschen Axillartracheen beim Lepidopterenflügel findet Kühne bei den Käfern ebensowenig wie ich bei den Hautflüglern.

Schriftennachweis.

1. **Adolph, E.:** Über Insektenflügel. Nova Acta, Leop.-Carol. Akad. **41,** 215 bis 291, Pars. 2, Nr. 3. Halle 1883. — 2. Ders.: Zur Morphologie der Hymenopterenflügel. Ebenda **46,** 43—130, Nr. 2. 1883. — 3. **Anglas, Z.:** Du rôle des Trachées dans la metamorphose des Insectes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **56,** 175—176. 1909. — 4. Ders.: Rapports du developpement de l'appareil trachéen et les metamorphoses des Insectes. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **138,** 130—301. 1904. — 5. **Babak, E.:** Zur Physiologie der Atmung bei *Culex*. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **5,** 81—90. Leipzig 1912. — 6. **Bischoff, H.:** Hymenopteren. In: P. Schulze, Biol. der Tiere Deutschlands. 1—156. Berlin 1923. — 7. **Brauer, F.** und **Redtenbacher, J.:** Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insekten. Zool. Anz. **11,** 443—447. 1888. — 8. **Comstock, Y. H.** and **Needham, Z. G.:** The wings of Insects. Zahlreiche Fortsetzungen. **32—33.** 1898—1899. — 9. **Deegener, P.:** Zur Beurteilung der Insektenpuppe. Zool. Anz. **37,** 495—505. 1911. — 10. **Dogs, W.:** Metamorphose der Respirationsorgane bei *Nepa cinera*. Mitt. d. naturw. Ver. Greifswald **40,** 1—55. 1908. — 11. **Enderlein, G.:** Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* vom ontogenetischen Standpunkt. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. **16,** 571—614. 1902. — 12. **Fahringer, J.** und **Toelg, F.:** Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise und Entwicklungsgeschichte einiger Hautflügel. Verhandl. d. Naturforsch.-Ver. **50,** 242—269. Brünn 1911. — 13. **Mac Gillivray, A. D.:** A study of the wings of the Tenthredinoidea, a superfamily of Hymenoptera. Proc. U. S. Museum **29,** 569—654. Washington 1906. — 14. **Handlirsch, A.:** Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen **50.** Leipzig 1906—1908. — 15. Ders.: Phylogenie oder Stammesgeschichte. In: Schröder, Ch., Handbuch der Entomol. 307—1143. Jena 1925. — 16. Ders.: Paläontologie. Ebenda 17—306. — 17. **Kolbe, H.:** Über vorschnelle Entwicklung von Puppen und Imagoorganen bei Raupen von Lepidopteren. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 158—165. 1902. — 18. **Kraucher, O.:** Fortschritte in der Entomologie. Zool. Anz. **46,** 286—288. 1916. — 19. **Krüger, E.:** Über die Entwicklung der Flügel der Insekten. **Göttingen** 1898. — 20. **Landois, H.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe

und Puppe. Zeitschr. f. wiss. Zool. **21**, 305—315. 1871. — 21. **Lübben, H.:** Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. **24**, 71—128. Greifswald 1907. — 22. **Mitterberger, K.:** Interessante Entwicklung eines Kleinschmetterlings. Prag. Lotos **60**, 40—144. 1912. — 23. **Morgan, H. Anna:** Homologies in the wing veins of May-Flies. Anm. of the Ent. Soc. of An. Columbus oliv. **5**, 89—106, Nr. 2. 1912. — 24. **Panceritius, P.:** Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwicklung bei den Insekten. Inaug.-Diss. Königsberg, Pr., 1884. — 25. **Petersen, W.:** Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. **9**, 1—144, Nr. 6. Petersburg 1900. — 26. **Pfannkuch, K.:** Zur Terminologie der Flügeladerung. Aus der Ichneumonologie. Zeitschr. f. dtsch. Entomol.-Ges. p. W. **72**. Berlin 1913. — 27. **Prell, H.:** Beiträge zur Kenntnis der Proturen über den Tracheenverlauf bei Eosentomiden. Zool. Anz. **38**, 185—193. 1911. — 28. **Prochnow, O.:** Mechanik des Insektenflügels. In: Schröder, Chr., Handbuch d. Entomologie **1**, 534—560. Jena 1925. — 29. **Redtenbacher, Jos.:** Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. Ann. d. naturhist. Hofmus. **1**, 153—231, Nr. 3. Wien 1886. — 30. **Semper, C.:** Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. **8**, 326—339. 1857. — 31. **Spuler, A.:** Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Ebenda **53**, 597—646. 1892. — 32. **Stange, P.:** Über die Rückbildung der Flügel und Halterenscheiben bei *Melophagus ovinus*. Zool. Jahrb. **24**, 295—322. 1907. — 33. **Tannreuther:** Origin and developement of the wings of Lepidoptera. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **24**, 275—286. 1910. — 34. **Tillyard, R. J.:** The wing nervuration. Linn. Soc. New. South. Wales. **43**, 614—623. 1918. — 35. Ders.: Review of „Comstocks wings of insects". Ent. New. **30**, 148—150. 1919. — 36. Ders.: The Panorpoid complex Part. 3. Ibid. **44**, 533—718. 1919. — 37. Ders.: Kansas Permian Insects. Part. 3. The New. Order Protohymenoptera. Ann. journ. of Sc. **8**, 118—121. 1924. — 38. **Woodworth, C. W.:** The wing veins of Insects. University of California Publications Ser. Entomology **1**, 1—152, Nr. 1. 1906. — 39. **Zander, V. E.:** Der Bau der Biene. Handbuch der Bienenkunde. Stuttgart 1911.

Autorenverzeichnis.

Arnoldi, K. W. Studien über die Variabilität der Ameisen. I. Die ökologische und die Familienvariabilität von Cardiocondyla stambulowi For. S. 254.

Dampf, Alfons. Zur Kenntnis der Duftorgane einiger neotropischer Arten der Lithosiidengattung Agylla Wlk. (Lepidoptera). S. 306.

Decksbach, N. K. Beitrag zur Kenntnis der im europäischen Rußland (U.S.S.R.) vorkommenden glazialmarinen Reliktenkrebse. S. 472.

Dimitrowa, Ariada. Untersuchungen über die Beziehung zwischen Tracheen und Aderverlauf im Hymenopterenflügel. S. 694.

Eisentraut, M. Beitrag zur Frage der Farbanpassung der Orthopteren an die Färbung der Umgebung. I. Die Farbvariationen von Oedipoda coerulescens und ihre Beziehung zur Bodenfarbe. S. 609.

Fraenkel, Gottfried. Biologische Beobachtungen an Janthina. S. 597.

Goetsch, W. u. Scheuring, L. Parasitismus und Symbiose der Algengattung Chlorella. S. 221.

Hanström, Bertil. Das zentrale und periphere Nervensystem des Kopflappens einiger Polychäten. S. 543.

Heitz, E. Über intrazelluläre Symbiose bei holzfressenden Käferlarven. I. S. 279.

Hendel, Friedrich. Beiträge zur Ökologie der Agromyziden (Dipt.). S. 480.

Kirchner, Heinrich. Biologische Studien über Carabus cancellatus Illig. S. 489.

Koch, W. Über angebliche Anzeichen von Domestikation am Skelett von Rindern. S. 444.

Müller, G. W. Über Gordiaceen. S. 134.

— Microdixa nov. gen. der Dixidae und ihre Verwandlung. S. 535.

Perfiljew, P. P. Zur Anatomie der Flohlarven. S. 102.

Pulikovsky, Nadine. Die respiratorischen Anpassungserscheinungen bei den Puppen der Simuliiden (und einigen anderen in schnellfließenden Bächen lebenden Dipterenpuppen). S. 384.

Ramme, Willy. Die Eiablage von Chrysochraon dispar Germ. (Orth. Acrid.). S. 127.

Remane, A. Halammohydra, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee. S. 643.

Scheuring, L. siehe W. Goetsch u. L. Scheuring.

Schlieper, Carl. Stylarioides plumosus, eine monographische Darstellung. S. 320.

Schulze, Paul. Noch einmal die „Skelettplatten" der Ophryoscoleciden. S. 678.

— Eine Zecke (Ixodes hexagonus Leach) mit überzähligen Atemplatten. S. 690.

Wille, Johannes. Cecidoses eremita Curt. und ihre Galle an Schinus dependens Ortega. S. 1.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Abb. 1.



Abb. 2.

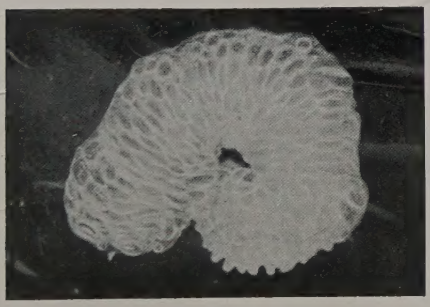


Abb. 3.

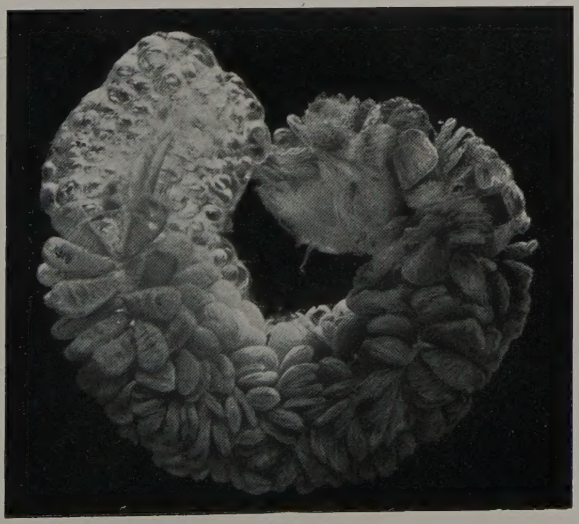


Abb. 4.

Verlag von Julius Springer in Berlin.

Wissenschaftliche Zeichnerin

seit 1912 an naturw. und med. Institut tätig, kann auch Augen und Ohren spiegeln, würde auch technische Arbeiten mit übernehmen, sucht Stellung ev. auch im Ausland. Offerten an **Schönberg, Halle, Yorkstraße 3**

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

Vor kurzem erschien:

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

Von

J. E. W. Ihle Professor in Amsterdam — **P. N. van Kampen** Professor in Leiden — **H. F. Nierstrasz** Professor in Utrecht — **J. Versluys** Professor in Wien

Übersetzt aus dem Holländischen von

G. Chr. Hirsch
Lektor in Utrecht

Mit 987 Textabbildungen. VIII, 906 Seiten. 1927
RM 66.—; gebunden RM 68.40

Aus dem Inhalt:

Einleitung. Von P. N. van Kampen. — Das System. Von H. F. Nierstrasz und J. Versluys. — Die Haut. Von P. N. van Kampen. — Das Skelet. Von J. Versluys. — Das Muskelsystem. Von J. Versluys. — Die elektrischen Organe. Von J. Versluys. — Das Nervensystem. Von P. N. van Kampen. — Die Sinnesorgane. Von P. N. van Kampen. — Die Leibeshöhle. Von J. E. W. Ihle. — Die Ernährungsorgane. Von J. E. W. Ihle. — Die Atmungsorgane. Von H. F. Nierstrasz. — Das Blutgefäßsystem. Von H. F. Nierstrasz. — Das Lymphgefäßsystem. Von H. F. Nierstrasz. — Die Urogenitalorgane. Von J. E. W. Ihle. — Die Nebennieren. Von J. E. W. Ihle.

Ergebnisse der Biologie

Herausgegeben von

K. v. Frisch München — **R. Goldschmidt** Berlin-Dahlem — **W. Ruhland** Leipzig — **H. Winterstein** Rostock

Vor kurzem erschien:

ZWEITER BAND

Mit 177 Abbildungen. VI, 730 Seiten. 1927
RM 56.—; gebunden RM 58.—

Aus dem Inhalt:

Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. Von Professor Dr. P. Stark, Breslau. — **Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus.** Von Dr. L. Brauner, Jena. — **Die Georeaktionen der Pflanze.** Von Privatdozent Dr. W. Zimmermann, Tübingen. — **Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß.** Von Professor Dr. A. Kiesel, Moskau. — **Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich.** Von Professor Dr. F. von Wettstein, Göttingen. — **Der Golgische Binnenapparat Ergebnisse und Probleme.** Von Dr. W. Jacobs, München. — **Histochemie der quergestreiften Muskelfasern.** Von Professor Dr. W. Biedermann, Jena. — **Die Milz. Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes.** Von Professor Dr. E. v. Skramlik, Freiburg i. Br. — **Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung.** Von Professor Dr. R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem.

BIOLOGISCHE STUDIENBÜCHER

Herausgegeben von

Prof. Dr. WALTHER SCHOENICHEN

Berlin

Soeben erschien:

BAND V

Biologie der Hymenopteren

Eine Naturgeschichte der Hautflügler

Von **Dr. H. Bischoff**

Kustos am Zoologischen Museum der Universität Berlin

Mit 224 Abbildungen im Text. VIII, 598 Seiten. 1927. RM 27.—; geb. RM 28.20

Inhaltsverzeichnis: Allgemeiner Bauplan des Hymenopterenkörpers; systematische Übersicht; stammesgeschichtliche Verwandtschaft; Verbreitung; Variabilität. — Bewegung und Ruhe. — Ernährung. — Respiration und Zirkulation. — Nervensystem und Sinnesleben. — Die Bauten der solitären aculeaten Hymenopteren. — Die Bauten der sozialen Hymenopteren. — Eier und Eiablage. — Brutfürsorge. — Parasitismus. — Staatenleben. — Geschlechtsleben. — Entwicklung. — Besondere Anpassungsformen; Krankheiten; wirtschaftliche Bedeutung.

Bisher erschienen:

BAND I

Praktische Übungen zur Vererbungslehre

Für Studierende, Ärzte und Lehrer

In Anlehnung an den Lehrplan des Erbkundlichen Seminars von Professor Dr. Heinrich Poll

Von **Dr. Günther Just**

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem

Mit 37 Abbildungen im Text. 88 Seiten. 1923. RM 3.50; gebunden RM 5.—

BAND II

Biologie der Blütenpflanzen

Eine Einführung an der Hand mikroskopischer Übungen

Von **Prof. Dr. Walther Schoenichen**

Mit 306 Original-Abbildungen. 216 Seiten. 1924. RM 6.60; gebunden RM 8.—

BAND III

Biologie der Schmetterlinge

Von **Dr. Martin Hering**

Vorsteher der Lepidopteren-Abteilung am Zoologischen Museum der Universität Berlin

Mit 82 Textabbildungen und 13 Tafeln. VI, 480 Seiten. 1926. RM 18.—; gebunden RM 19.50

BAND IV

Kleines Praktikum der Vegetationskunde

Von **Dr. Friedrich Markgraf**

Assistent am Botanischen Museum Berlin-Dahlem

Mit 31 Abbildungen. VI, 64 Seiten. 1926. RM 4.20; gebunden RM 5.40

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN W 9

Hierzu eine Beilage von: Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig und zwei vom Verlag Julius Springer in Berlin W 9